BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 2, janvier-février 1971, Zoologie 2

Étude architectonique du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* Smith

(Poisson, Crossoptérygien, Cœlacanthidé)

Par Michel Lemire *

Résumé. — Le rhombencéphale représente une portion relativement importante du système nerveux central du Cœlacanthe et, par sa disposition particulière, révèle plusieurs caractères « composites ». L'étude cyto- et myéloarchitectonique met en évidence la prépondérance du système de la ligne latérale : extension des lobes granulaires de l'aire latérale, développement des auricules cérébelleuses et importance des connexions latéroauriculaires. Au contraire, les systèmes gustatif et vestibulaire montrent une nette diminution de leurs projections centrales. Par ailleurs, comme chez la plupart des Poissons, le développement du corps cérébelleux et du tractus spino-cérébelleux est en relation avec la taille corporelle.

Summary. — The rhombencephalon is a relatively large part in the central nervous system of *Latimeria* and its disposition let out several " composite " characters. The cyto- and myeloarchitectural analysis demonstrate the supremacy of the lateral-line system : extended *area lateralis*, well-developed cerebellar auricles and very important *tractus latero-auricularis*. On the other side, the gustatory and vestibular systems exhibit a certain diminution in their central areas and connections. The degree of development of the *corpus cerebelli* and of the *tractus spino-cerebellaris* is related to the enlarged body size.

SOMMAIRE

Abréviations des termes employés dans l'illustration 42
I. — Introduction 44
But de l'étude 44
Matériel et méthodes 44
Rappel de la structure anatomique du rhombencéphale de *Latimeria* 44
A. Configuration du cervelet 45
B. Configuration du bulbe rachidien 48
II. — Étude cytoarchitectonique 48
A. Le cervelet 49
1º Structure histologique 49
2º Les noyaux sous-cérébelleux 50
3º Les éminences latérales et les proéminences granulaires cérébelleuses 54

* *Assistant au Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue de Buffon, 75-Paris, 5e.*

B. Le ganglion isthmique 54
C. Les groupements cellulaires du bulbe rachidien 54
1° Les noyaux moteurs 55
2° Les noyaux liés aux terminaisons sensibles 56
3° Les noyaux de corrélation 59

III. — Étude myéloarchitectonique 60
A. Les faisceaux cérébelleux 60
1° Les faisceaux afférents 60
2° Les faisceaux efférents 68
3° Les faisceaux propres au cervelet 70
B. Les faisceaux isthmiques 70
1° Les relations avec le mésencéphale 71
2° Les relations avec le cervelet 72
3° La décussation propre 72
4° Les afférences et efférences bulbo-spinales 73
C. Les faisceaux de la moelle allongée 74
1° Les tractus ascendants ou descendants des nerfs crâniens 74
2° Les faisceaux empruntant le tegmentum bulbaire à destination ou d'origine mésencéphalique ou diencéphalique 79
3° Les trajectoires transversales 80

IV. — Discussion 82
A. Caractères architectoniques propres au Cœlacanthe 82
1° Dispositifs liés au développement des auricules cérébelleuses 82
2e Dispositifs liés au développement du corps cérébelleux 83
3° Caractères liés au tegmentum rhombencéphalique 88
4° Caractères liés aux « noyaux » de la région isthmique et sous-cérébelleuse 88
B. Relations anatomo-biologiques 88
1° Informations latérales 89
2° Informations vestibulaires 89
3° Informations gustatives 90
4° Informations ne concernant pas directement le rhombencéphale 90
5° Synthèse 90

V. — Conclusion 92

Bibliographie 93

Abréviations des termes employés dans l'illustration

A., auricule cérébelleuse.
A.d., feuillet auriculaire dorsal.
A.v., feuillet auriculaire ventral.
aire oct.lat., aire octavo-latérale.
br.conj.ant., *brachium conjonctivum anterior.*
C., corps cérébelleux.
c.granul., couche granulaire.
c.mol., couche moléculaire.
c.P., couche des cellules de Purkinje.
com.A., commissure auriculaire.
com.més.céréb., commissure mésencéphalo-cérébelleuse.
com.interlob., commissure interlobaire (intra-auriculaire).
com.ist., commissure isthmique.
com.sp.céréb., commissure spino-cérébelleuse.
com. vest.lat., commissure vestibulo-latérale.
cr.céréb., crête cérébelleuse.

décus.céréb.mot.ant., décussation tractus cérébello-moteur antérieur.
décus.céréb.mot.post., décussation tractus cérébello-moteur postérieur.
décus. « lem.lat. », décussation « lemniscus latéral ».
décus.sp.céréb.cr., décussation tractus spino-cérébelleux croisé.
ém.granul., éminence granulaire.
f.arq.int., fibres arquées internes.
f.l.m., faisceau longitudinal médial.
fsc.sol.VII, faisceau solitaire prévagal du nerf VII.
gg.ist., ganglion isthmique.
l.inf., lèvre inférieure.
l.l.lat.ant., *lobus linea lateralis anterior.*
« lem.lat. », « lemniscus latéral ».
n.IV, nerf trochléaire.
n.VIII, nerf vestibulaire.
n.IX, nerf glossopharyngien.
n.lat., nerfs latéraux (antérieur et postérieur).
n.lat.ant., nerf latéral antérieur.
n.lat.ant.r.d., nerf latéral antérieur *ramus dorsalis.*
n.lat.ant.r.v., nerf latéral antérieur *ramus ventralis.*
n.lat.post., nerf latéral postérieur.
n.mot.V, nerf moteur trijumeau.
n.mot.VII, nerf moteur facial.
n.mot.IX, nerf moteur glossopharyngien.
n.mot.X, nerf moteur vague.
n.opht., nerf ophtalmique superficiel.
n.prof., nerf profond.
n.sens.V, nerf sensible trijumeau.
n.sens. et mot.V, racines sensible et motrice du nerf trijumeau.
n.sens.VII, nerf sensible facial.
n.sens. et mot.VII, racines sensible et motrice du nerf facial.
n.sens.IX, nerf sensible glossopharyngien.
n.sens. et mot.IX, racines sensible et motrice du nerf glossopharyngien.
n.sens.X, nerf sensible vague.
n.sens. et mot.X, racines sensible et motrice du nerf vague.
noy.III,IV,V,VI,VII, noyaux des nerfs III, IV, V, VI, VII.
noy.céréb., noyau cérébelleux.
noy.lat.céréb., noyau latéral cérébelleux.
noy.lat.V., noyau latéral valvulaire.
noy.mot.V, noyau moteur du nerf trijumeau.
noy.mot.VI, noyau moteur du nerf VI.
noy.mot.VII, noyau moteur du nerf facial.
noy.mot.IX, noyau moteur du nerf glossopharyngien.
noy.mot.X, noyau moteur du nerf vague.
noy.mot.tegm.ant., noyau moteur tegmental antérieur.
noy.mot.tegm.post., noyau moteur tegmental postérieur.
noy.prêt., noyau prétectal.
noy.rét., noyau réticulaire.
noy.rét.méd., noyau réticulaire médian.
noy.rét.més., noyau réticulaire mésencéphalique.
noy.rét.sup., noyau réticulaire supérieur.
« noy. » sens.VII, « noyau » sensible du nerf VII (centre primaire du goût).
« noy. » sens.IX, « noyau » sensible du nerf glossopharyngien.
« noy. » vest., « noyau » vestibulaire.
pl.céréb.post., plaque cérébelleuse postérieure.
pr.noy.r., primordium de noyau rouge.
proém.granul.ant., proéminence granulaire antérieure.
proém.granul.post., proéminence granulaire postérieure.
r.més.V, racine mésencéphalique du nerf V.
tr.céréb.ac.lat., tractus cérébello-acoustico-latéral.
tr.céréb.bulb.rect., tractus cérébello-bulbaire direct.
tr.céréb.mot., tractus cérébello-moteur.
tr.céréb.mot.ant., tractus cérébello-moteur antérieur.
tr.céréb.mot.post., tractus cérébello-moteur postérieur.
tr.céréb.tect., tractus cérébello-tectal.
tr.céréb.vest., tractus cérébello-vestibulaire.
tr.gust.asc., tractus gustatif ascendant (tractus VII ascendant).
tr.gust.desc., tractus gustatif descendant.
tr.ist.bulb., tractus isthmo-bulbaire.
tr.ist.céréb., tractus isthmo-cérébelleux.
tr.lat.asc., tractus latéral ascendant.
tr.lat.desc., tractus latéral descendant.
tr.lobo.céréb., tractus lobo-cérébelleux.
tr.més.céréb., tractus mésencéphalo-cérébelleux.
tr.més.céréb.ant., tractus mésencéphalo-cérébelleux antérieur.
tr.més.céréb.post., tractus mésencéphalo-cérébelleux postérieur.
tr.oct.mot., tractus octavo-moteur.
tr.oct.sp.cr., tractus octavo-spinal croisé.
tr.ol.céréb., tractus olivo-cérébelleux.
tr.ol.céréb.cr., tractus olivo-cérébelleux croisé.
tr.sp.céréb., tractus spino-cérébelleux.
tr.sp.céréb.cr., tractus spino-cérébelleux croisé.
tr.sp.céréb.d., tractus spino-cérébelleux dorsal
tr.sp.céréb.rect., tractus spino-cérébelleux direct.
tr.sp.céréb.v., tractus spino-cérébelleux ventral.
tr.sp.més., tractus spino-mésencéphalique.
tr.tecto.bulb., tractus tecto-bulbaire.
tr.tecto.bulb.cr., tractus tecto-bulbaire croisé.
tr.tecto.bulb. et sp., tractus tecto-bulbaire et spinal confondus.
tr.tecto.ist., tractus tecto-isthmique.
tr.tecto.sp., tractus tecto-spinal.
tr.tegm.céréb., tractus tegmento-cérebelleux (= tractus mésencéphalo-cérébelleux postérieur).
tr.tegm.ist., tractus tegmento-isthmique.
tr.trig.céréb., tractus trigémino-cérébelleux.
tr.V asc., tractus ascendant du nerf V (ophtalmique).
tr.V desc., tractus descendant du nerf V (ophtalmique).
tr.VIII asc., tractus ascendant du nerf VIII.
tr.VIII desc., tractus descendant du nerf VIII.
V., valvule cérébelleuse.

I. — INTRODUCTION

But de l'étude

Lors de leurs études préliminaires, Millot et Anthony (1956 : 184) rapportent, à propos du métencéphale du Cœlacanthe, *Latimeria chalumnae* Smith, les quelques faits d'observations suivants :

« L'existence d'un corps cérébelleux fort conséquent, évagination dorsale en forme de sac à parois très épaisses, nous paraît mériter une partieulière considération. D'une part, elle tiendrait à faire admettre que les *Latimeria* sont des animaux moins sédentaires et des nageurs plus actifs que les conditions de capture inciteraient à penser. D'autre part, elle sépare nettement les Cœlacanthes à la fois des Polyptères et des Dipneustes dipneumones... »

Ce court extrait exprime fort bien le but de notre recherche. Outre l'intérêt direct que peut susciter une telle étude anatomique, nous avons surtout tenté d'illustrer par des observations cyto- et myéloarchitectoniques les traits caractéristiques de cet étage encéphalique. Puis, dans une optique différente, nous avons également essayé d'établir un parallèle entre les faits d'observations (anatomiques et histologiques) d'une part et les données biologiques (conditions de vie) en notre possession d'autre part.

Matériel et méthodes

L'étude suivante regroupe essentiellement les données microscopiques fournies suivant les trois plans orthogonaux de l'espace (sagittal, transversal et horizontal) par les échantillons suivants : Cœlacanthe C 10 pour les coupes transversales, C 3 pour les sections sagittales et enfin C 17 pour les coupes horizontales. En outre, nous avons pu procéder à certaines vérifications sur C 3 (hémi-sections transversales), C 11 (coupes horizontales du cervelet) et C 12 (coupes horizontales du bulbe).

Les coupes ont été effectuées, après inclusion à la paraffine, à 10 ou 15 μ d'épaisseur. L'éventail des coupes a été coloré, dans sa presque totalité, à l'hémalun-éosine ou à l'hématoxyline de Weigert. En outre, certaines sections ont été imprégnées au protéinate d'argent selon Bodian. Ces colorations permettent aisément une bonne étude topographique des centres nerveux ; néanmoins, il eut été préférable, pour le présent examen, d'y adjoindre des imprégnations argentiques de type Golgi-Cox ou Nauta-paraffine par exemple. Celles-ci auraient permis de définir avec beaucoup plus de certitude l'origine et la terminaison exactes de certains faisceaux.

Rappel de la structure anatomique du rhombencéphale de *Latimeria*

Avant d'aborder l'étude descriptive des divers dispositifs cyto- et myéloarchitectoniques du rhombencéphale, il nous paraît bon de dresser un rapide aperçu des caractéristiques d'ensemble de l'encéphale de *Latimeria*. Ceci nous permettra de replacer dans un contexte plus général les relations entrevues pour le mét- et le myélencéphale.

Pour ce faire, il suffit de se reporter au tome II (Système nerveux et organes des sens) de l' « Anatomie de *Latimeria chalumnae* » (Millot et Anthony, 1965). *Latimeria* tire son originalité d'un volume encéphalique remarquablement bas, faible par rapport à la capacité crânienne ; l'encéphale présente, dans sa simplicité, un développement harmonieux (p. 30-32). Le bulbe rachidien, pour sa part, semble conforme aux schémas courants chez les Poissons actuels, notamment dans la répartition des noyaux des nerfs crâniens. Au contraire, le cervelet apparaît plus singulier et, par divers caractères « composites », se rapproche tantôt d'un groupe, tantôt d'un autre.

Il apparaît difficile de dissocier, chez *Latimeria*, de même que chez de nombreux Poissons, l'étude du cervelet de celle du bulbe rachidien. De plus, chez le Cœlacanthe, ces deux structures sont étroitement contiguës car le myélencéphale s'enfonce très loin sous le cervelet. En outre, la liaison topographique et fonctionnelle intervenant entre auricules cérébelleuses et bulbe rachidien resserre ces liens d'interdépendance.

Ces quelques données préliminaires étant énoncées, abordons maintenant l'observation de l'architecture de l'étage rhombencéphalique.

1° *Configuration du cervelet*

a) Morphologie externe

Le métencéphale dorsal du Cœlacanthe comprend deux parties proportionnellement aussi importantes : un *corpus cerebelli*, impair, et deux *auriculae cerebelli*.

Le corps cérébelleux, renflé, forme un soulèvement dorsal très marqué de l'axe neural sans déborder néanmoins sur les régions avoisinantes (pl. I, A). En effet, vers l'avant, il s'adosse au mésencéphale sans recouvrir les lobes optiques. En arrière, il est prolongé par une lame horizontale épaisse et impaire : la plaque cérébelleuse postérieure (pl. I, A), *pars medialis auriculi* (Sélaciens, Burckhardt, 1897 ; Voorhoeve, 1917). Il semble bien que cette dernière structure reliant les deux feuillets auriculaires supérieurs soit homologue à la « lèvre inférieure » (« lower lip », Kappers *and al.*, 1936) des Chondrichthyens. Le corps cérébelleux paraît toutefois moins étendu sagittalement que celui des Sélaciens : le *corpus* proprement dit ne dépasse pas, vers l'arrière, le niveau de pénétration du nerf latéral antérieur. Sa surface est lisse, aucun sillon n'est visible et sa masse interne reste indivise (situation des Sélaciens primitifs).

De part et d'autre du corps cérébelleux s'étendent deux bourrelets latéraux, ou auricules, très développés et largement décollés (*sulcus para-auricularis* très prononcé). Ils accompagnent le corps cérébelleux sur toute son étendue. Chaque auricule est séparée en deux feuillets (pl. I, B), dorsal et ventral, par un profond sillon longitudinal analogue au *sulcus inter-auricularis*[1] des Sélaciens (Voorhoeve, 1917). A leur extrémité rostrale, les deux feuillets, fusionnés, se détachent totalement du corps cérébelleux. Puis, au fur et à mesure qu'on les considère vers l'arrière, ils s'élargissent et s'individualisent l'un de l'autre. Ils se rattachent au corps cérébelleux sur toute la moitié postérieure de celui-ci (pl. I, B). Peu après cette fusion, les deux feuillets se séparent : le feuillet dorsal reste soli-

1. Il conviendrait mieux d'ailleurs de dénommer ce sillon *sulcus interlobaris* puisqu'il sépare les deux lobes auriculaires ipsi-latéraux.

daire du corps et accentue l'évasement latéral de la plaque cérébelleuse postérieure (« lèvre inférieure »), le feuillet ventral se réduit plus rapidement et se prolonge caudalement par le lobe latéral et la crête cérébelleuse qui coiffent, successivement, l'extrémité de l'aile rhombencéphalique (pl. I, C).

Ainsi, les Cœlacanthidés se séparent nettement, par la présence d'un corps cérébelleux largement développé, des Dipneustes dipneumones chez lesquels cette formation est réduite à une étroite bandelette surplombant le quatrième ventricule (*Protopterus*). Par son évagination dorsale très marquée, le *corpus* de *Latimeria* s'éloigne aussi de celui des Brachioptérygiens (*Polypterus*) ou des Chondrostéens (*Amia*, *Lepisosteus*) qui est « invaginé ». En effet, chez ces derniers, le corps cérébelleux proprement dit ne représente que la plaque transversale postérieure, seule région visible superficiellement, alors que sa portion rostrale, homologue à la valvule des Téléostéens (VAN DER HORST, 1919, 1925, chez *Polypterus* ; HOCKE HOOGENBOOM, 1929, chez *Polyodon*), plonge sous le *tectum opticum*. Par la possession concomittante d'un corps cérébelleux et d'auricules importantes, c'est des Ganoïdes que *Latimeria* se rapprocherait le plus, mais l'absence de valvule cérébelleuse l'en sépare nettement. Cette dernière situation, alliée à la présence des auricules, rappellerait donc plutôt celle des Sélaciens, quoique les lobes auriculaires soient encore plus développés chez *Latimeria*. Cette disposition particulière du cervelet des Cœlacanthidés permet à MILLOT et ANTHONY (1956*b*) de qualifier le Cœlacanthe de Poisson « composite ». Pour notre part, nous verrons que l'étude des connexions fibrillaires permet de relever, chez *Latimeria*, une architecture nerveuse comparable à celle des autres Poissons et de rapprocher sensiblement les Crossoptérygiens des Chondrichthyens et, dans une plus faible mesure, des Téléostéens.

b) Morphologie interne

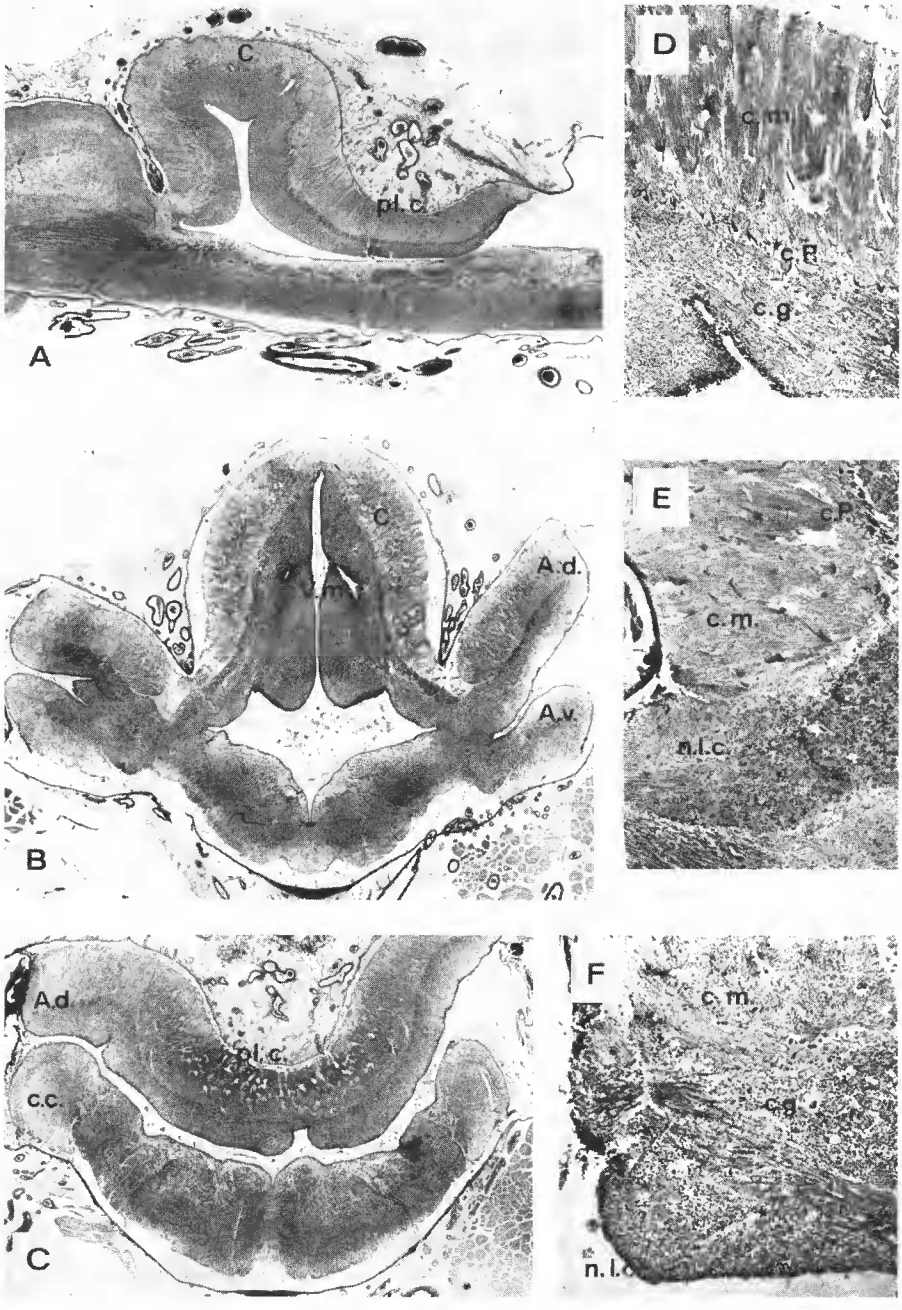
Le cervelet surmonte l'espace losangique réservé au quatrième ventricule par écartement des plaques alaires. La cavité bulbaire se prolonge à l'intérieur du corps cérébelleux par une fente sagittale, étroite mais profonde (pl. I, B), laquelle émet, au niveau du rattachement des auricules, deux diverticules latéraux, fentes transversales marquées. Ces dernières s'élargissent nettement au fur et à mesure de leur progression vers le toit cérébelleux (pl. II, B). A leur extrémité libre, elles se recourbent oralement d'une part et cau-

PLANCHE I. — Rhombencéphale de *Latimeria chalumnae*

A, coupe sagittale du métencéphale (niveau S 32), × 6 (C 3) ; B, coupe transversale à travers le corps cérébelleux et les auricules (niveau T 192), × 6,2 (C 10) ; C, coupe transversale à travers la plaque cérébelleuse postérieure (niveau T 145), × 6,2 (C 10) ; D, structure histologique du cervelet, × 40 (C 10) ; E, aspect du « noyau » latéral cérébelleux indifférencié de *Latimeria* sur coupe sagittale, × 44 (C 3) ; F, autre aspect du « noyau » latéral cérébelleux indifférencié sur coupe transversale, × 50 (C 10).

A.d., feuillet auriculaire dorsal ; A.v., feuillet auriculaire ventral ; C., corps cérébelleux ; c.m., couche moléculaire ; c.g., couche granulaire ; c.P., couche des cellules de Purkinje ; n.l.e., « noyau » latéral cérébelleux ; pl.c., plaque cérébelleuse postérieure ; V.m., diverticule ventriculaire médian ; V.l.a., diverticule ventriculaire latéral antérieur ; V.l.p., diverticule ventriculaire latéral postérieur ; V.t., diverticule ventriculaire transversal.

VI, noyau du nerf VI ; VII, noyau moteur du nerf VII ; IX, noyau moteur du nerf IX ; rét., noyau réticulaire ; n. VII, nerf facial ; n. VIII, nerf vestibulaire ; n.l.p., nerf latéral postérieur ; n. IX, nerf glossopharyngien ; n. X, nerf vague.


C
pl.c.
A
D
c.m.
c.P.
c.g.
C
A.d.
A.v.
B
E
c.P.
c.m.
n.l.c.
A.d.
pl.c.
c.c.
C
F
c.m.
c.g.
n.l.c.

dalement d'autre part et émettent ainsi, à leur tour, deux évaginations étroites, latérales et orientées presque sagittalement, l'évagination antérieure étant la plus marquée (pl. II, C). Ce système ventriculaire en forme de H (sur coupes horizontales) enserre ainsi deux masses paires de substance granulaire, antérieure et postérieure, délimitant ce que l'on peut nommer des « proéminences cérébelleuses » [1].

Le quatrième ventricule émet deux récessus latéraux très marqués qui séparent caudalement les deux feuillets auriculaires (pl. I, C). Il communique rostralement non seulement avec la cavité mésencéphalique, mais aussi avec la *fossa rhombomesencephalica.*

2° *Configuration du bulbe rachidien*

Le bulbe rachidien de *Latimeria* ne semble pas devoir révéler de particularités morphologiques marquantes. Il est repoussé assez loin en avant (Millot et Anthony, 1965 : 13) et se prolonge sous le cervelet, presque jusqu'au niveau le plus rostral de celui-ci. A cet endroit, le bulbe montre un net évasement qui souligne l'espace losangique du quatrième ventricule. Un second élargissement du tube neural, plus discret, affectant la forme d'une boutonnière, s'observe au niveau d'entrée des nerfs vague et latéral postérieur. Des renflements du tegmentum marquent l'arrivée des nerfs profond, trijumeau et facial avec lequel se confond l'ophtalmique superficiel.

La section du bulbe va en s'élargissant au fur et à mesure de sa progression caudale ; sa forme tend alors à devenir cylindrique. Il se prolonge postérieurement par la moelle crânienne repoussée, elle aussi, à l'intérieur du crâne et conduisant au *foramen magnum.*

Notre étude architectonique du rhombencéphale de *Latimeria* sera divisée en deux parties : une observation cytoarchitectonique (répartition de la substance granulaire) et un examen myéloarchitectonique (relevé des trajectoires fibrillaires).

II. — ÉTUDE CYTOARCHITECTONIQUE

Dans cette étude descriptive, nous nous attacherons essentiellement à décrire l'extension des masses nucléaires cérébelleuses et des différents noyaux sous-cérébelleux ou bulbaires d'une part et leurs rapports topographiques d'autre part. Ultérieurement, celle-ci pourrait être utilement complétée par l'adjonction de techniques cytoarchitectoniques (gallocyanine, violet crésyl ou bleu de toluidine par exemple) ou d'imprégnations argentiques permettant de fournir une analyse plus détaillée des types cellulaires.

Nous verrons successivement les masses cellulaires du cervelet, puis le ganglion isthmique (qui apparaît rattaché au cervelet) et enfin les noyaux du bulbe rachidien.

1. Ces « proéminences granulaires » ne sont pas du tout équivalentes des « *proeminentiae granulares* » rencontrées, par exemple, chez les Sélaciens, ces dernières s'étendant alors selon une bandelette longitudinale et n'ayant pas du tout la même valeur fonctionnelle.

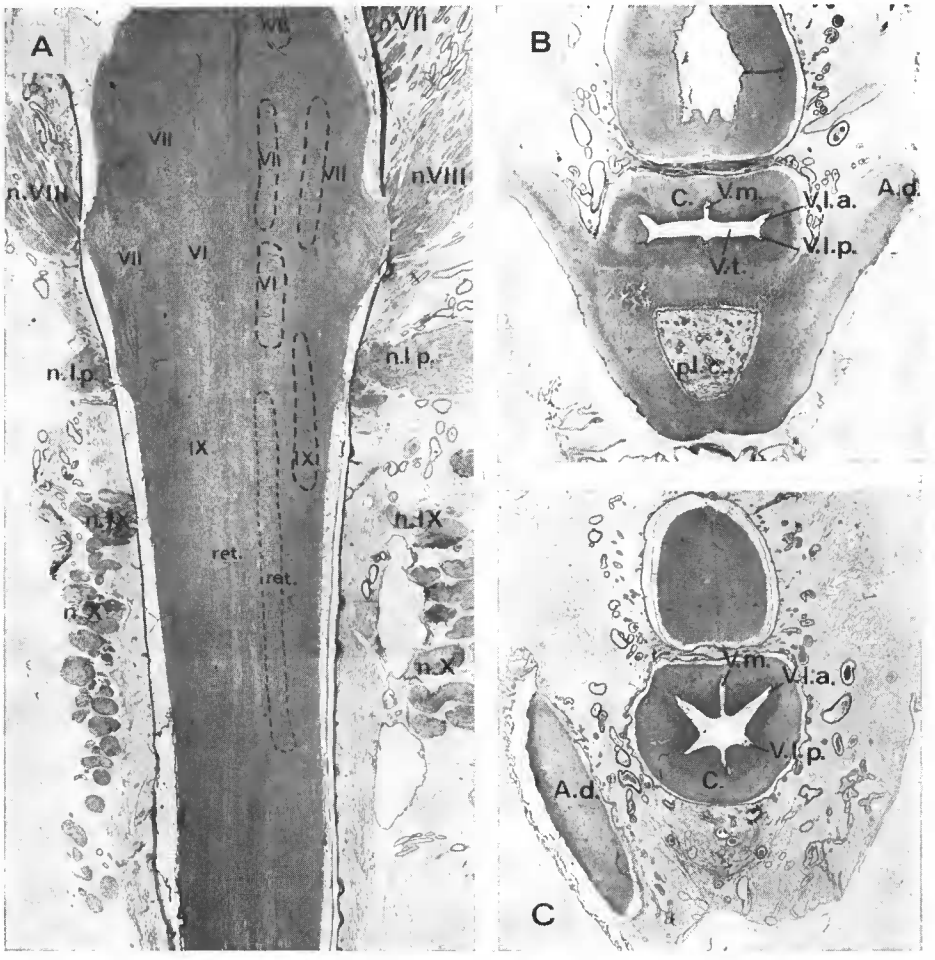


Planche II. — Rhombencéphale de *Latimeria chalumnae*

A, coupe horizontale du rhombencéphale montrant la répartition des nerfs crâniens et des noyaux moteurs (niveau H 113), × 5,2 (C 17) ; B et C, coupes horizontales du cervelet montrant la configuration ventriculaire (niveaux H 393 et H 650), × 4,3 (C 17). (Abréviations, voir pl. I).

A. **Le cervelet**

1° *Structure histologique* (pl. I, D)

Le cervelet de *Latimeria* présente une structure tout à fait classique, les trois couches habituelles étant aisément discernables : couche moléculaire externe, couche des cellules de Purkinje et couche granulaire interne.

La couche moléculaire est surtout marquée par les prolongements parallèles et orientés

perpendiculairement à la surface, des cellules de Purkinje, d'où son aspect strié très caractéristique.

Les cellules de Purkinje forment une assise mince, régulière, séparant les deux autres couches. Il est très rare de trouver ces cellules à l'intérieur de la zone granulaire tel qu'il s'en rencontre chez les Téléostéens ou chez les Dipneustes (*Neoceratodus*). Elles rappellent plutôt la disposition caractéristique des Sélaciens (couche unique, régulière). Les cellules de Purkinje se retrouvent aussi sur toute la longueur et toute la largeur des deux feuillets auriculaires, presque aussi nombreuses mais moins régulièrement disposées (quoique généralement sur une assise unique) et, surtout, plus petites que celles du corps cérébelleux. Ces neurones se raréfient quelque peu dans le plan sagittal médian immédiatement à l'aplomb du diverticule ventriculaire.

La couche granulaire comprend de très nombreux grains, petits et très serrés. Leur densité est sensiblement la même dans les différentes zones du corps cérébelleux. Ils paraissent plus clairsemés au pôle antérieur des auricules, mais aux niveaux plus postérieurs de celles-ci leur densité égale celle du *corpus*. L'épaisseur de la couche granulaire ne dépasse pas celle de la couche moléculaire (pl. I, A et B). La plus importante se situe au niveau des « proéminences » grises, antérieures et postérieures (pl. I, B). Cependant, aucun noyau, né d'une accumulation particulièrement dense de grains, n'est visible à l'intérieur de la masse granulaire du corps cérébelleux.

Ne possédant pas de préparation de type golgien, il nous est difficile de définir les caractères des principales cellules cérébelleuses et de leurs prolongements. Toutefois, il semble que ceux-ci ne doivent pas révéler de particularités marquantes. L'arrangement histologique du cervelet du Cœlacanthe ne trahit donc pas la remarquable uniformité de la structure cérébelleuse à travers les différents groupes de Vertébrés.

Divers auteurs relèvent, parmi de nombreux groupes de Poissons, la présence de groupements cellulaires particuliers ou noyaux sous-cérébelleux installés à proximité immédiate du *corpus*. Nous avons tenté, chez *Latimeria*, de retrouver ces structures.

2° *Les noyaux sous-cérébelleux*

Immédiatement en arrière de la *decussatio veli* se remarque, sur coupes transversales, un amas isolé de cellules semblables aux grains cérébelleux et faisant légèrement saillie au plafond du quatrième ventricule (pl. I, F). Ce dernier est disposé suivant une bandelette longitudinale. L'éminence ventriculaire s'estompe sur les coupes les plus postérieures mais l'amas granulaire proprement dit continue et entre en relation, par sa terminaison caudale, avec la masse granulaire latérale du corps cérébelleux (pl. I, E).

Ce groupement cellulaire, par sa position, semble correspondre au *nucleus lateralis cerebelli* décrit par Kappers (1906) et van Hoewell (1916) chez les Sélaciens et à l' « *eminentia ventralis cerebelli* » (Herrick, 1914) ou encore « *nucleus cerebelli* » (Larsell, 1929) des Amphibiens, lesquels seraient homologues des noyaux intra-cérébelleux, plus diversifiés, des Mammifères.

Or, chez le Cœlacanthe, le « noyau » précédemment décrit ne constitue pas une accumulation particulière de cellules, celles-ci étant régulièrement disposées tout comme dans la masse granulaire cérébelleuse (pl. I, F). En outre, nous n'avons pu relever la présence des éléments cellulaires plus grands, fusiformes, dispersés, qui caractérisent le noyau

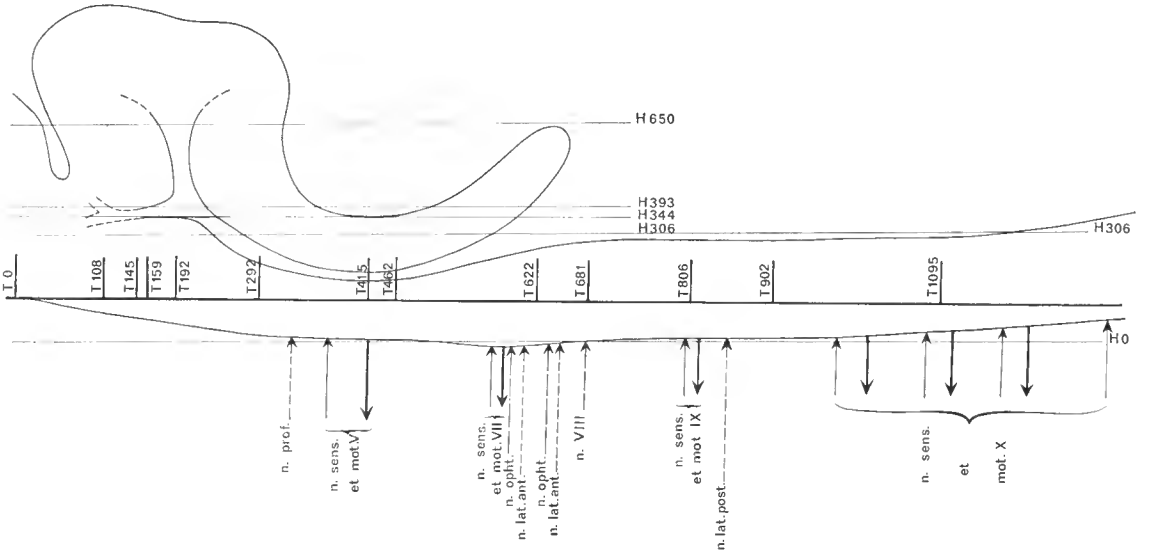


Fig. 1. — Repérage des coupes à travers le rhombencéphale de *Latimeria chalumnae*.
Coupe sagittale montrant les niveaux de pénétration des principaux nerfs crâniens.
Niveaux T 0 à T 1095, repérage des sections transversales décrites (Cœlacanthe 10) ; niveaux H 0 à H 650, repérage des sections horizontales décrites (Cœlacanthe 12).

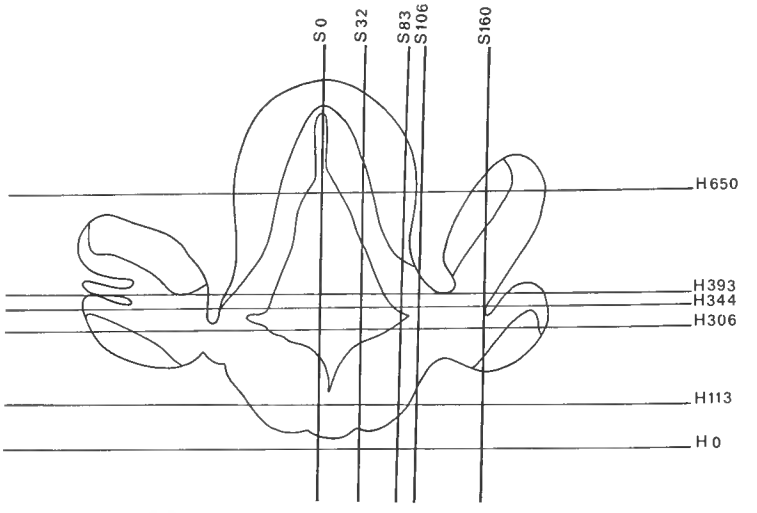


Fig. 2. — Repérage des coupes à travers le rhombencéphale de *Latimeria chalumnae*.
Coupe transversale (niveau T 192).
Niveaux H 0 à H 650, repérage des sections horizontales décrites (Cœlacanthe 12) ; niveaux S 0 à S 160, repérage des sections sagittales décrites (Cœlacanthe 3).

latéral cérébelleux (Edinger, 1901, chez les Sélaciens ; Franz, 1911, chez les Téléostéens). Son extrémité caudale se fond d'ailleurs insensiblement dans la masse cérébelleuse (fig. 16). Nous ne pouvons donc parler, chez *Latimeria*, de « noyau cérébelleux » véritablement différencié. Sur ce point, les Cœlacanthidés se séparent des Dipneustes chez lesquels (*Neoceratodus*) Holmgren et van der Horst observent nettement un noyau latéral cérébelleux dont une catégorie cellulaire, de type plus grand, donne naissance aux fibres du *brachium conjonctivum anterior* (fig. 20, D). Or, chez *Latimeria*, nous le verrons par la suite, l'ensemble cellulaire décrit ne paraît pas devoir engendrer de telles fibres. Ce fait est à rapprocher, à notre avis, de l'absence des éléments cellulaires différenciés, propres au noyau latéral cérébelleux des autres Ostéichthyens.

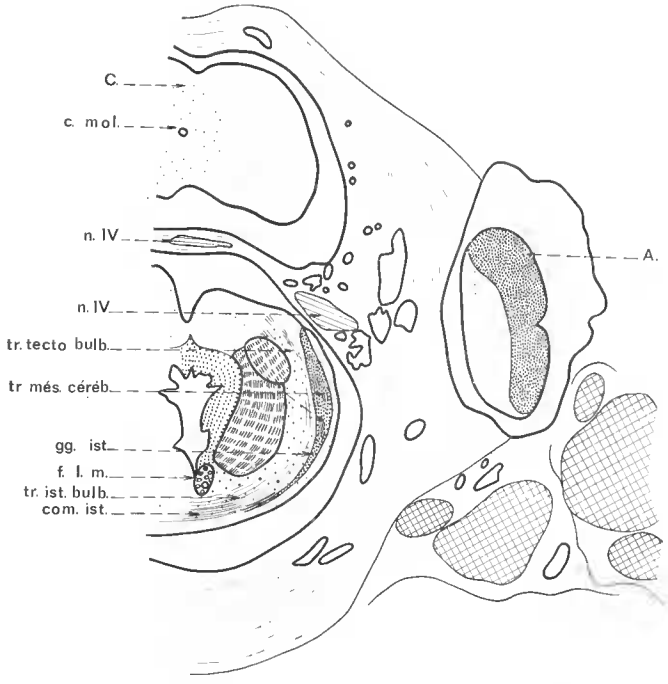


Fig. 3. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chatumnae* (Cœlacanthe 10) passant par la limite rostrale du cervelet (niveau T 0), × 3/10.

Ainsi, l'analyse de cette structure sous-cérébelleuse particulière des Cœlacanthidés amène, semble-t-il, des remarques essentielles. L' « amas » latéral cérébelleux de *Latimeria*, de caractère indifférencié, se révèle néanmoins comme étant une « préfiguration topographique »[1] du *nucleus cerebelli* des Chondrichthyens et des Ostéichthyens. En effet, nos observations s'accordent bien avec celles de Holmgren et van der Horst (1925) : en particulier, la situation topographique (fig. 4) et les rapports de ce « noyau » sous-cérébelleux paraissent identiques chez *Neoceratodus* et chez *Latimeria* en dépit de la grande disparité de forme du cervelet. Ces observations font de l'amas granulaire sous-cérébelleux du

1. Ne voir en ce terme l'amorce d'aucune signification phylétique quelconque.

Cœlacanthe un « primordium » de noyau cérébelleux dans lequel manque encore les éléments différenciés et traduisent, de ce fait, un dispositif « archaïque » chez les Cœlacanthidés.

C'est l'absence de toute connexion fibrillaire du même ordre que chez le Dipneuste qui enlève à ce « noyau » du Cœlacanthe une valeur fonctionnelle comparable. Ceci constitue, à notre avis, un second fait marquant dont la signification reste à préciser : l'absence d'éléments cellulaires différenciés, à laquelle est liée, semble-t-il, l'intégrité de faisceaux tels que le *brachium conjonctivum* pose le problème de l'origine de ces éléments cellulaires.

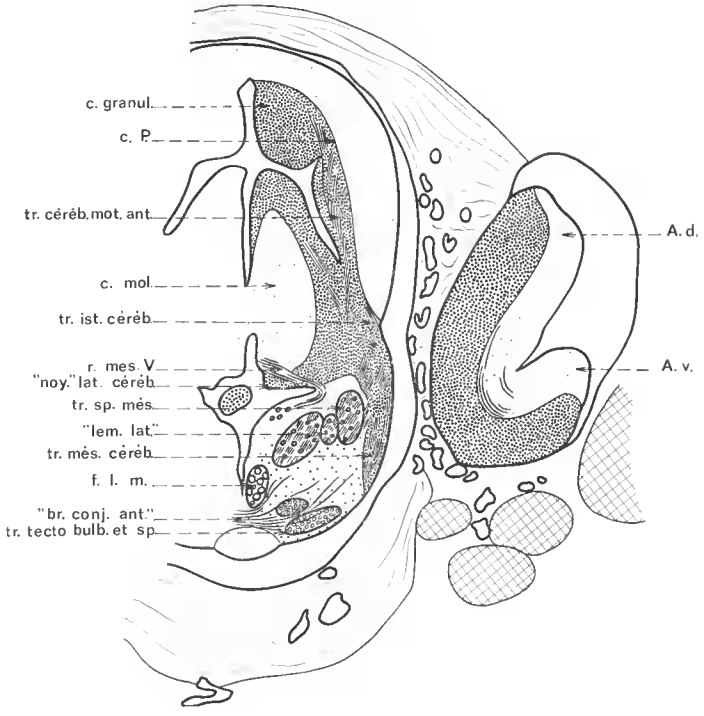


Fig. 4. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) intéressant la région antérieure du corps cérébelleux (niveau T 108), × 3/10.
(Les figurés des couches granulaire et moléculaire de l'auricule sont inversés sur cette figure).

Holmgren et van der Horst décrivent en outre, chez *Neoceratodus*, un noyau gustatif secondaire antérieur venant s'intercaler entre le noyau latéral cérébelleux et le ganglion isthmique. Ce noyau, quoique installé à la base du corps cérébelleux, ne constitue pas, à proprement parler, une structure sous-cérébelleuse rattachée plus ou moins intimement au cervelet. Néanmoins, puisque nous analysons présentement ce domaine, nous discuterons rapidement ici de cette structure.

A hauteur de la terminaison rostrale du « noyau » latéral cérébelleux semble s'individualiser un amas cellulaire issu du pôle supéro-interne du ganglion isthmique ; les fibres du nerf IV qui s'élèvent du tegmentum bulbaire pour sortir sur les bords externes de la

decussatio veli le séparant de ce dernier. Mais, à aucun moment, l'individualité de ce « noyau », en regard du ganglion isthmique, n'apparaît clairement définie. Nous ne pouvons donc parler de « noyau gustatif secondaire » chez *Latimeria* puisqu'il ne s'y remarque aucune catégorie cellulaire propre. En outre, les fibres ascendantes du nerf VII (tractus gustatif ascendant) ne semblent pas devoir gagner la région isthmique mais se perdre plutôt directement dans le tegmentum bulbaire (au contact de la substance réticulaire tegmentale ?). Ceci semble être une disposition nettement affaiblie du système gustatif.

3° *Les éminences latérales et les proéminences granulaires cérébelleuses*

La substance granulaire du corps cérébelleux circonscrit les cavités ventriculaires. Très réduite dans le toit ventriculaire, à l'aplomb du diverticule ventriculaire médian, la couche granulaire s'épaissit latéralement. Elle enserre le bras ventriculaire latéral et tend à fusionner latéro-ventralement avec l'extrémité caudale du ganglion isthmique. Lorsque cette réunion est assurée, elle forme ce que l'on peut appeler « l'éminence latérale cérébelleuse » puisque, à ce niveau, la substance grise tend à apparaître extérieurement. Nous avons remarqué précédemment que la configuration ventriculaire particulière, en forme de H sur coupes horizontales, permettait de définir deux proéminences granulaires paires, antérieure et postérieure. Mais, en plus de cette valeur uniquement topographique, ces « proéminences » renferment un épanouissement important de fibres (tractus cérébello-moteur et mésencéphalo-cérébelleux) qui semble leur conférer une entité fonctionnelle (fig. 6). Toutefois, elles ne révèlent aucune accumulation particulière de neurones remarquables, ni même de grains cérébelleux normaux.

La couche granulaire des auricules recouvre la face ventrale du feuillet supérieur et la face dorsale du feuillet inférieur. Elle ne tarde pas à apparaître, en coupe transversale, sur le bord médial du bourrelet auriculaire, en regard de l'éminence latérale cérébelleuse (fig. 5). Elle entre en relation, lors du rattachement des auricules sur l'axe encéphalique, avec la terminaison caudale du ganglion isthmique (fig. 4, 5). Plus en arrière, la couche granulaire de l'auricule supérieure se poursuit à la surface ventrale de la plaque cérébelleuse postérieure (fig. 8). Au contraire, les masses granulaires des auricules inférieures restent nettement séparées l'une de l'autre, coiffant latéralement le tegmentum rhombencéphalique (fig. 7). Elles se poursuivent caudalement par l'intermédiaire du *lobus linea lateralis anterior* qui surplombe la crête cérébelleuse (fig. 8).

B. **Le ganglion isthmique**

Au cours de l'examen des « noyaux » sous-cérébelleux, nous avons remarqué l'étroite dépendance qui lie le ganglion isthmique à la *pars granularis* cérébelleuse. De ce fait, il est nécessaire d'inclure dans notre étude le ganglion isthmique puisqu'il apparaît intimement rattaché aux structures cérébelleuses tant topographiquement que fonctionnellement.

Le ganglion de l'isthme, très étendu et bien développé chez *Latimeria*, reste toutefois superficiel et très latéral. Il s'étend à la surface externe du tegmentum rhombencéphalique (fig. 3). Latéro-ventral à son extrémité rostrale, il devient latéro-dorsal au niveau de la *decussatio veli*. Il est marqué par une faible proportion de cellules analogues à des

grains cérébelleux et irrégulièrement dispersées. Par son extrémité caudale, il fusionne dorsalement avec l'éminence latérale cérébelleuse (fig. 4).

C. Les groupements cellulaires du bulbe rachidien

Il est difficile d'étudier les tractus cérébelleux efférents ou afférents avec précision sans envisager leurs rapports avec les autres faisceaux cheminant dans le tegmentum rhom-

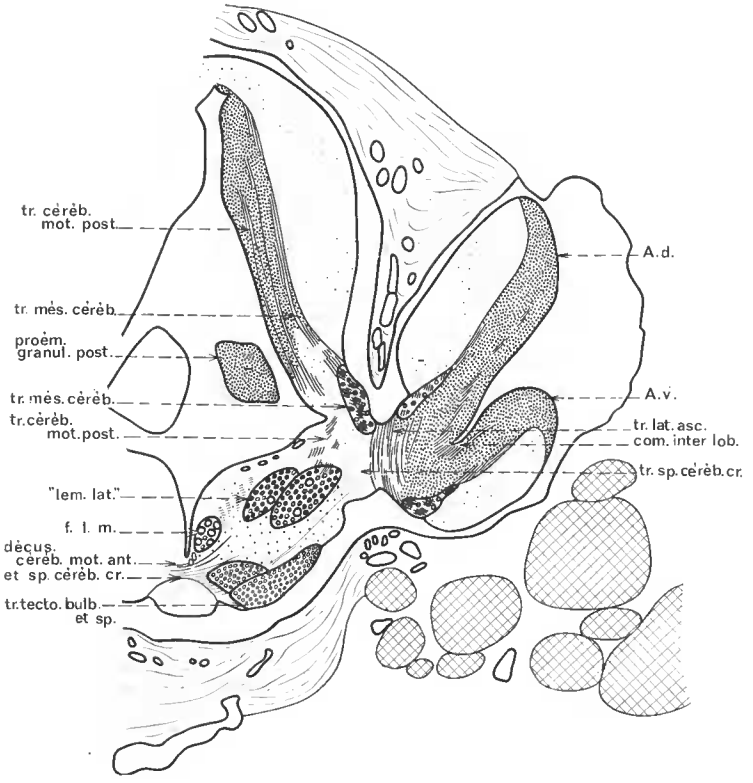


Fig. 5. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) au niveau du rattachement des auricules (niveau T 159), × 3/10.

bencéphalique ou avec les noyaux cellulaires de celui-ci. Nous rappellerons rapidement la disposition des différents noyaux de la moelle allongée puisqu'elle ne semble pas révéler de caractères marquants. Ces amas cellulaires se répartissent en trois groupes : les noyaux d'origine des nerfs moteurs, les cellules associées aux terminaisons sensitivo-sensorielles et enfin les noyaux de corrélation.

1° *Les noyaux moteurs*

Les noyaux moteurs se répartissent, d'avant en arrière, selon les quatre colonnes fonctionnelles de Herrick.

Le noyau moteur du nerf V forme un ruban allongé de neurones, situé près du plancher du quatrième ventricule (fig. 16). Les cellules se succèdent dans la région superficielle de la colonne viscéro-motrice, les plus postérieures tendant toutefois à s'enfoncer latéro-ventralement dans le tegmentum rhombencéphalique (fig. 8). Ce ruban cellulaire, rencontré dans la zone médullaire recouverte par la plaque cérébelleuse postérieure, donne naissance, surtout par sa portion moyenne et caudale, aux nombreuses fibres motrices du trijumeau.

Le noyau rhombencéphalique du nerf moteur oculaire externe, plus diffus, s'étend en une longue bande cellulaire discontinue, située immédiatement en dessous du sillon ventriculaire limitant les colonnes somato- et viscéro-motrices (fig. 9). Ce noyau apparaît moins bien défini que le précédent, la plupart des neurones allant se mêler aux colonnes motrices du nerf V ou du nerf VII. En réalité, il est double : séparé en une portion céphalique, réduite, apparaissant peu avant le noyau du V, et une portion caudale débordant postérieurement le noyau du trijumeau pour se terminer au niveau du nerf VII (pl. II, A).

Le noyau moteur du facial n'est en réalité que la prolongation caudale du noyau du trijumeau (fig. 16). Céphaliquement, il naît au niveau de la terminaison postérieure de la plaque cérébelleuse. Le ruban cellulaire longitudinal du facial est également plus diffus et plus discontinu que celui du trijumeau. Il s'étire dans la colonne viscéro-motrice de la moelle suivant une position identique à la terminaison caudale du noyau moteur V (fig. 10).

Le nerf IX tire ses fibres motrices de l'extrémité antérieure d'un long amas cellulaire, situé dans la colonne viscéro-motrice, en arrière du noyau du VII mais séparé de lui (pl. II, A). La région moyenne et caudale de ce ruban cellulaire donne naissance aux fibres du nerf X (fig. 11, 12).

2° *Les noyaux liés aux terminaisons sensitivo-sensorielles*

a) Noyau du nerf VII

L'entrée des racines sensibles du facial correspond à une vaste émission de fibres comprenant par ailleurs le nerf latéral antérieur et l'ophtalmique superficiel. Les fibres se jettent dans la colonne viscéro-sensible de la moelle en regard du noyau moteur. Une partie d'entre elles tourne caudalement et descend longitudinalement dans le tegmentum bulbaire pour aboutir dans un petit noyau ovoïde (fig. 13), peu étendu, compact, situé immédiatement sous le sillon ventriculaire limitant les colonnes somato- et viscéro-sensibles (légèrement déporté sur le bord latéral de ce sillon). Ce noyau peut constituer un centre primaire du goût (Burr, 1928, chez *Orthagoriscus mola*) très réduit, installé entre les premières racines sensibles du nerf vague, le tractus descendant du nerf VIII et le faisceau descendant du nerf latéral postérieur.

b) Noyau latéral (ou latéro-acoustique)

Le rhombencéphale de *Latimeria* appartient au type éversé tel que l'a décrit Kappers (1906) chez *Hexanchus* : la masse granulaire, auriculaire d'abord, puis latérale ensuite, occupe la partie la plus dorsale du tegmentum bulbaire, coiffant la crête cérébelleuse. Cette situation s'oppose au type inversé dans lequel la *crista cerebellaris* recouvre la surface dorso-latérale de la moelle, chez *Scyllium* et *Acanthias* par exemple (Schepman, 1918). Elle rap-

proche le Cœlacanthe des Dipneustes, *Neoceratodus* présentant aussi un rhombencéphale de type éversé (Holmgren et van der Horst, 1925).

Comme nous l'avons remarqué précédemment, le lobe auriculaire ventral se poursuit dorso-latéralement le long du tegmentum bulbaire mais il disparaît très rapidement, peu après la séparation complète des deux feuillets, pour faire place au lobe de la ligne latérale (ou noyau latéro-acoustique). La couche granulaire de l'auricule inférieure se termine en biseau sous le lobe latéral. La portion supéro-externe de la moelle correspondant au noyau dorsal possède des grains plus fins, plus épars que la substance grise auriculaire (fig. 7, 8).

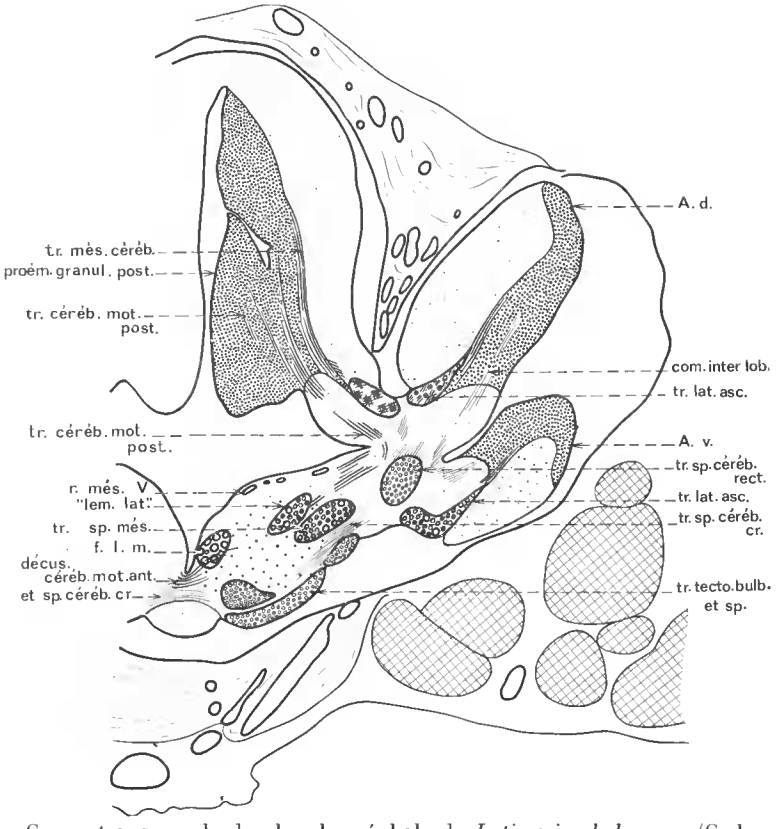


Fig. 6. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) au niveau du rattachement des auricules, immédiatement postérieure à la précédente (niveau T 192), × 3/10.

Celui-ci s'accroît caudalement et rejette ventralement la couche granulaire auriculaire. De la même manière, la couche moléculaire du feuillet auriculaire inférieur se réduit, fait place à la crête cérébelleuse qui s'insinue entre elle et le tractus latéral et la rejette finalement sur la face médullaire latérale. La *crista cerebellaris*, de section triangulaire sur les coupes les plus rostrales, prend un aspect nettement quadrangulaire aux niveaux postérieurs.

Chez *Latimeria*, il est possible de distinguer deux lobes de l'aire acoustico-latérale : le *lobus linea lateralis anterior* et le *lobus linea lateralis posterior*, le premier étant le plus développé.

Le *lobus linea lateralis anterior*, peu accusé, surtout sur les coupes les plus antérieures, correspond au noyau dorsal (fig. 8-10). Son extrémité rostrale fusionne avec l'auricule inférieure (fig. 7). Quelques cellules granulaires, de type plus grand, sont dispersées parmi les grains généralement petits du noyau dorsal. Ces cellules se rassemblent à l'angle ventro-médial du lobe. Leurs dendrites courent dans la portion ventrale du *lobus dorsalis* alors que leurs axones se dirigent transversalement dans le tegmentum bulbaire comme fibres arquées internes et externes. Ces dernières sont accompagnées par des fibres plus fines quittant le bord dorso-médial du lobe. En progressant en direction caudale, le lobe antérieur apparaît nettement plus pauvre en cellules granulaires, celles-ci étant surtout apparentes sur le pourtour du lobe, notamment près de la surface ventriculaire. Il renferme en outre de nombreuses terminaisons fibrillaires correspondant, pour la plupart, aux ramifications frontales du nerf latéral antérieur dorsal (fig. 9). Son extrémité postérieure est encore plus pauvre en cellules et n'est constituée pratiquement que par un lacis fibrillaire. Seules, se remarquent quelques cellules granulaires plus grandes à l'angle ventro-médial du lobe. Les axones de ces cellules constituent, encore une fois, des fibres arquées internes. La crête cérébelleuse côtoie alors le bord ventriculaire ; seule, la mince couche de fibres arquées la sépare de la surface (fig. 10). Enfin, au pôle caudal du lobe antérieur apparaît dorsalement, sur le bord ventriculaire du lobe, un amas de petites cellules granulaires dont les axones s'échappent en direction ventro-latérale et se recourbent ensuite en fibres arquées.

Le lobe antérieur reçoit, à sa terminaison caudale, la branche dorsale du nerf latéral antérieur (au niveau d'entrée de l'ophtalmique superficiel). Il est ensuite séparé totalement du tegmentum bulbaire par la crête cérébelleuse qui apparaît sur le bord ventriculaire. Sur une courte distance, il surplombe encore latéralement la moelle avant de disparaître totalement. Il est alors remplacé en cette position marginale par la *crista cerebellaris* qui se prolonge plus loin en arrière (fig. 11-13).

Le *lobus linea lateralis posterior* qui borde la face médiale de la *crista cerebellaris* est moins bien défini que le lobe antérieur et beaucoup plus pauvre en cellules. Ses limites n'apparaissent pas nettement ; il renferme, notamment, le tractus latéral ascendant et le tractus ascendant (ou descendant) du nerf VIII qui le surmonte dorsalement (fig. 7, 8). Quelques cellules granulaires, d'assez grande taille, sont disséminées çà et là, surtout près de la surface ventriculaire (noyau médial). Leurs axones forment des fibres arquées internes épaisses comme les cellules similaires du noyau dorsal. C'est par cette région que le lobe postérieur fusionne avec l'angle ventro-médial du lobe antérieur.

Le lobe postérieur reçoit la branche ventrale du nerf latéral antérieur au niveau de l'entrée des nerfs : VII, sensoriel et moteur, et ophtalmique superficiel (fig. 9). S'il est aisé de distinguer les fibres latérales des racines sensibles du nerf VII, beaucoup plus fines, il apparaît difficile de discerner, dans l'amoncellement de fibres occupant la marge latérale de la moelle, celles appartenant à la branche ventrale du nerf latéral antérieur et au nerf vestibulaire, lequel entre dans le rhombencéphale tout contre le facial. Le nerf latéral postérieur rejoint le *lobus linea lateralis posterior*, plus caudalement, au niveau du nerf IX (fig. 12).

L'aire octavo-latérale de *Latimeria* se rapproche ainsi par sa disposition de celle de *Neoceratodus* (Holmgren et van der Horst, 1925). Elle apparaît particulièrement développée chez les Cœlacanthidés et, par ses connexions fibrillaires surtout, rappelle le dispositif décrit chez les Sélaciens, lesquels présentent aussi un système latéral puissant.

c) Noyau vestibulaire du nerf VIII

Les racines du nerf VIII se dichotomisent au sein d'un noyau de cellules granulaires, assez grosses, situé au bord dorso-latéral du sillon limitant les aires somato- et viscéro-sensibles (fig. 11, 12). Les dendrites de ces cellules se ramifient principalement parmi les fibres du nerf vestibulaire formant une trame réticulée. Le noyau vestibulaire se termine au niveau des racines du nerf IX.

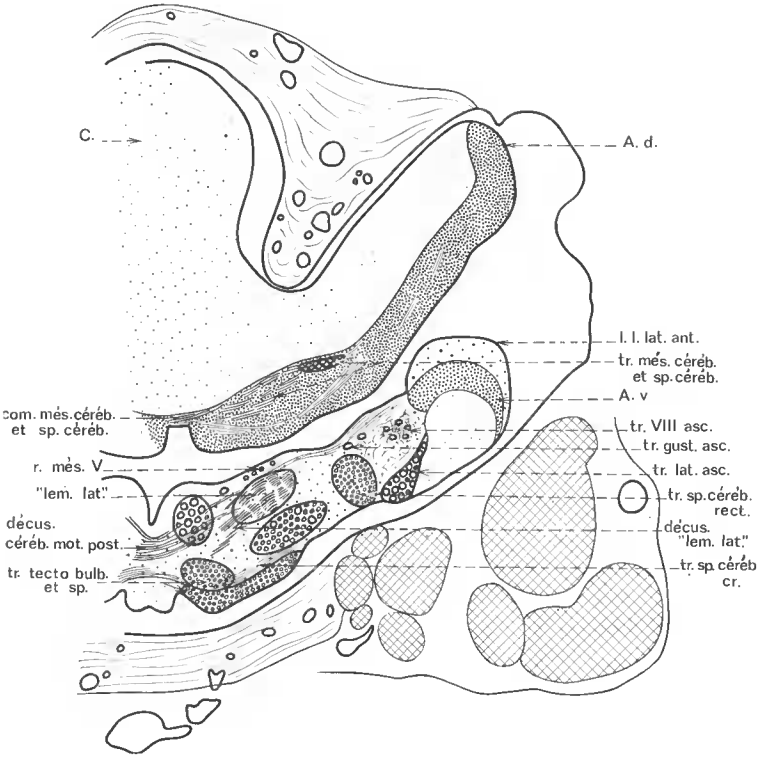


Fig. 7. — Coupe transversale du rhombenéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) passant par l'extrémité caudale du corps cérébelleux (niveau T 291), × 3/10.

d) Noyau du nerf IX

Dans la colonne viscéro-sensible se remarque un petit amas diffus de cellules semblables à des grains, marquant timidement le relais de certaines fibres afférentes du glossopharyngien (fig. 11). Ce noyau se tient légèrement en avant de l'entrée de la racine du nerf IX, déporté vers le fond du sillon limitant les colonnes somato- et viscéro-sensibles.

e) Noyau du nerf X

Le noyau viscéro-sensible du nerf vague fait suite, sans transition, à celui du nerf IX. Il apparaît peu développé chez *Latimeria*.

3° *Les noyaux de corrélation*

D'autres formations grises se rencontrent dans le rhombencéphale.

Un large noyau moteur réticulaire (pl. II, A) longe l'axe de symétrie et s'étend dans toute la région postérieure du bulbe (il apparaît peu après la sortie du nerf VIII). Il contient des cellules volumineuses, ressemblant à des neurones moteurs (*nucleus motorius tegmenti*) mais en différant par leur forme plus anguleuse et plus ramifiée. Celles-ci s'étalent très près de la surface ventriculaire, essentiellement sur la ligne médiane, au-dessus du faisceau longitudinal médial et au fond du sillon séparant les colonnes somato- et viscéromotrices (fig. 10-13). Certaines cellules s'enfoncent plus profondément dans la moelle. Elles paraissent plus nombreuses notamment après l'entrée des racines du nerf vestibulaire et à hauteur du nerf vague. Toutefois, il n'est possible de distinguer ni cellules, ni fibres de Müller (caractéristiques des Cyclostomes) ou de Mauthner (fréquentes chez les Téléostéens et les Dipneustes), lesquelles font aussi défaut chez les Sélaciens.

Une courte et étroite parolive s'étend de chaque côté du raphé médian, immédiatement contre lui, en position ventrale. Cette olive bulbaire primitive, sise au niveau du nerf X, peut marquer un modeste relais de certaines fibres ascendantes en direction du cervelet.

III. — ÉTUDE MYÉLOARCHITECTONIQUE

Après avoir envisagé les groupements cellulaires du rhombencéphale de *Latimeria*, nous étudierons maintenant les différentes formations fibrillaires reliant ou franchissant les zones précédemment décrites. Nous nous attacherons essentiellement au cheminement, à la situation et aux rapports topographiques des différents faisceaux, sans préjuger de leur sens de conduction.

L'étude des structures fibrillaires sera subdivisée en trois parties selon qu'elles intéressent :

— le cervelet ;
— le ganglion isthmique ;
— le bulbe rachidien.

Ces subdivisions se recoupent nécessairement, mais donnent plus de clarté à la description [1].

A. Les faisceaux cérébelleux

Les structures fibrillaires liées au cervelet se répartissent en trois groupes, selon leur origine ou leur terminaison :

— les faisceaux afférents pénétrant jusque dans la couche moléculaire et se croisant généralement dans le cervelet ;
— les faisceaux efférents ayant leur origine dans le cervelet ;
— et enfin les trajectoires fibrillaires internes au cervelet : décussations intervenant au sein de la masse cérébelleuse ou fibres propres au cervelet lui-même.

1. Pour chacune d'elles, la description d'une trajectoire fibrillaire déjà mentionnée sera simplement signalée ou résumée. Il suffira alors de se reporter à l'examen précédent.

1° *Les faisceaux afférents*

Chez *Latimeria*, il est possible de distinguer un nombre relativement important de tractus cérébellipètes. Ceux-ci se répartissent aisément en deux groupes : les faisceaux d'origine antérieure ou mésencéphalique et les faisceaux d'origine postérieure ou bulbo-spinale.

a) Tractus mésencéphalo-cérébelleux

Chez *Latimeria* un contingent important de fibres d'origine mésencéphalique pénètre le corps cérébelleux. Ces fibres forment un tractus mésencéphalo-cérébelleux (ou tegmento-cérébelleux) très développé, constituant l'un des faisceaux afférents majeurs du cervelet (fig. 15). Il prend naissance dans la région antérieure du tegmentum mésencéphalique. Les fibres, d'abord longitudinales, courent en position assez ventrale et longent le bord inférieur

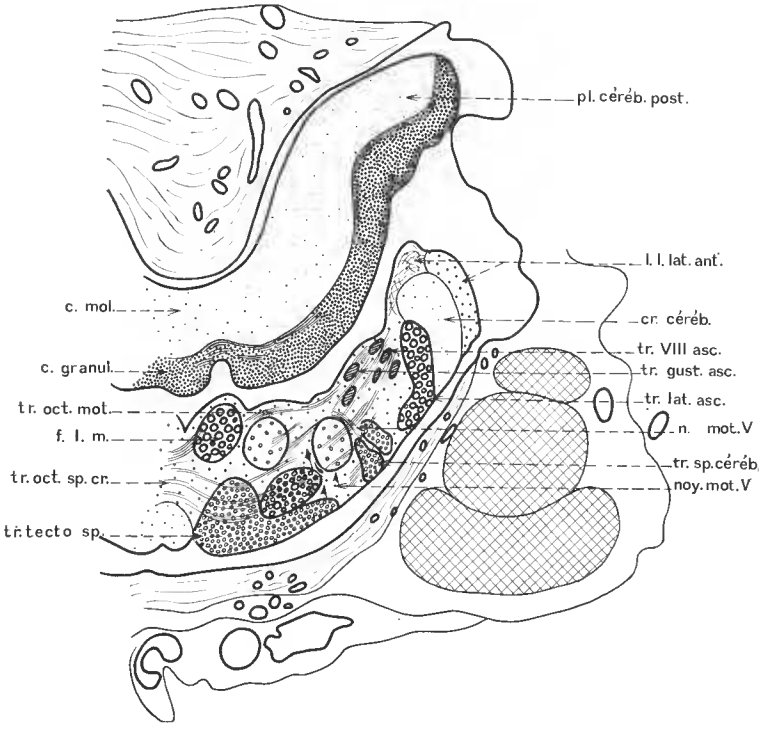


Fig. 8. — Coupe transversale du rombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) au niveau de la pénétration du nerf V (niveau T 462), × 3/10.

du ganglion isthmique (fig. 3). Puis elles montent obliquement vers le corps cérébelleux qu'elles atteignent par l'éminence granulaire latérale (fig. 4). Elles s'épanouissent très largement dans les parties latérales et caudale du *corpus* entrant ainsi en contact direct avec les cellules de Purkinje (fig. 5, 6). Leur densité est telle qu'elles constituent (avec les fibres isthmo-cérébelleuses et spino-cérébelleuses qui les côtoient) une couche fibrillaire plus ou moins distincte, analogue à celle décrite chez les Sélaciens. D'autres fibres s'étendent plus postérieurement, longeant le pédoncule auriculaire, pour s'épanouir dans la région

caudale du *corpus* (fig. 15). Enfin, un contingent important de fibres caudales atteint la plaque cérébelleuse postérieure au sein de laquelle il forme une commissure très étalée, étendue horizontalement (fig. 17). A cette décussation mésencéphalo-cérébelleuse se mêlent des fibres spino-cérébelleuses, l'ensemble constituant ainsi une commissure fort conséquente.

Le tractus mésencéphalo-cérébelleux de *Latimeria* (fig. 19, B et C) semble correspondre au *tractus mesencephalo-cerebellaris posterior* des Téléostéens (Addison, 1923 ; Kappers, Huber et Crosby, 1936) ou encore *tractus tegmento-cerebellaris* (Franz, 1911 ; Burr, 1928). D'après les études menées chez les Mormyridés essentiellement (Kappers, Huber et Crosby, 1936), le tractus mésencéphalo-cérébelleux postérieur apparaît lié aux influx latéraux et vestibulaires. Nos observations chez *Latimeria* corroborent cette hypothèse. En effet, chez le Cœlacanthe, le développement concomittant des systèmes latéro-auriculaire (voir tractus latéro-cérébelleux) d'une part et mésencéphalo-cérébelleux d'autre part semble sur ce point remarquable.

Le *tractus mesencephalo-cerebellaris anterior* (Addison, 1923 ; Kappers, Huber et Crosby, 1936) ou encore *mesencephalo-cerebellaris superior* (Kappers, 1906) naît, chez les Téléostéens, de la partie antérieure du toit optique (noyau prétectal, Burr, 1928) et représente, au contraire, un système de relais des influx optiques (fig. 19, C). Ce fait est particulièrement net chez les Gadidés par exemple (Addison, 1923), lesquels possèdent un système mésencéphalo-cérébelleux antérieur puissant lié à un fort tractus optique. L'absence d'un tel faisceau chez *Latimeria* peut donc sembler significative : le Cœlacanthe paraissant, selon toute vraisemblance, un Poisson « peu visuel ».

La comparaison avec les Dipneustes dipneumones semble instructive. *Neoceratodus* se différencie des Téléostéens, d'après Holmgren et van der Horst (1925), par l'absence de tractus mésencéphalo-cérébelleux (fig. 19, D). En revanche, l'essentiel des liaisons mésencéphalo-cérébelleuses se fait par l'intermédiaire du ganglion isthmique : en particulier par les *tractus isthmo-cerebellaris* et *isthmo-tectalis*. De cette manière se trouve constituée une voie tecto-cérébelleuse palliant, en quelque sorte, à l' « absence » de tractus tecto-cérébelleux direct. La présence d'un tractus tegmento-cérébelleux et, qui plus est, d'un tractus mésencéphalo-cérébelleux très puissant différencie donc nettement les Cœlacanthidés des Dipneustes. Au contraire, cette disposition les apparente d'une manière très sensible aux Téléostéens bien que, chez ces derniers, le tractus mésencéphalo-cérébelleux soit lié étroitement au noyau latéral valvulaire, absent chez *Latimeria*. Elle concorde, en outre, avec la discrétion des formations subtectales chez *Latimeria*. En effet, d'après Millot et Anthony (1965 : 19), les tores semi-circulaires sont peu développés, comme chez les Sélaciens, et les tores longitudinaux ne paraissent pas différenciés. De plus, le tectum ne contient, semble-t-il, aucun centre différencié en dehors du noyau mésencéphalique du trijumeau.

Ces mêmes faits peuvent expliquer l'absence de tractus tecto-cérébelleux bien individualisé chez le Cœlacanthe. Seule paraît exister une connexion tecto-cérébelleuse directe par l'intermédiaire de fibres isolées, diffuses, courant à proximité du *velum medulare anterior*.

b) Tractus lobo-cérébelleux, encore appelé *tractus cerebello-diencephalicus* (Edinger, 1901) ou *tractus diencephalo-cerebellaris* (Franz, 1911)

Nous n'avons pu mettre en évidence de *tractus lobo-cerebellaris* chez *Latimeria*. La disposition relativement aberrante du complexe hypothalamo-hypophysaire par rapport

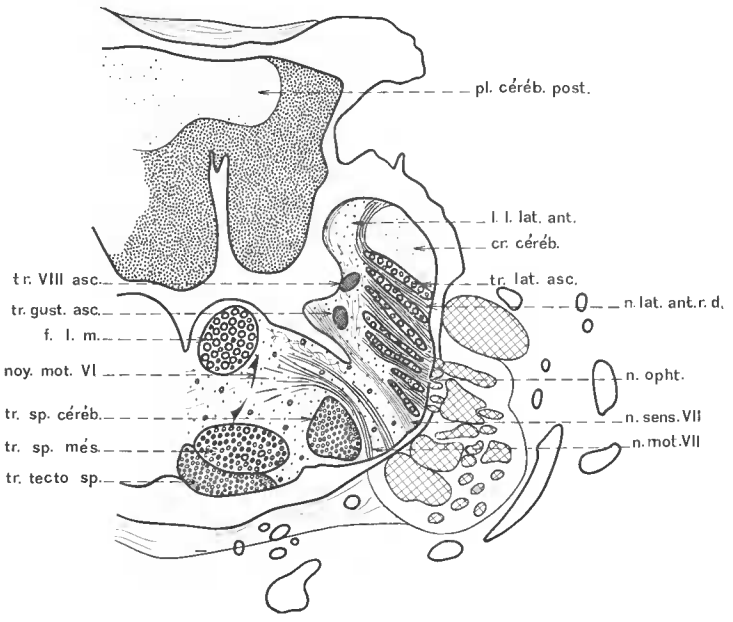


Fig. 9. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) au niveau du nerf VII (niveau T 622), × 3/10.

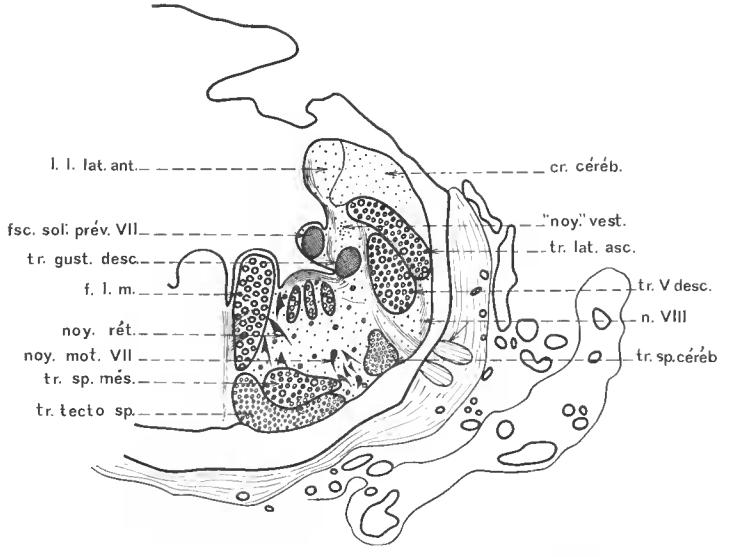


Fig. 10. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) au niveau du nerf VIII (niveau T 681), × 3/10.

à l'axe cérébro-spinal entraîne des modifications dans les rapports habituels des formations avoisinantes (Millot et Anthony, 1965). L'hypophyse se trouve très étirée vers l'avant, prenant une position rostrale vis-à-vis du télencéphale. Ce décalage se répercute dans les régions préoptique et optique. Aussi les rapports de contiguïté lobo-cérébelleux, observables chez de nombreux Téléostéens (*Gadus*, *Arius* par exemple), apparaissent-ils totalement bouleversés chez *Latimeria*.

Toutefois, la transmission de certains influx d'origine olfactive ou optique vers le cervelet peut s'opérer par l'intermédiaire des centres mésencéphaliques. En effet, les connexions thalamo-mésencéphaliques (tegmentales) apparaissent abondantes (*tractus thalamo-tegmentalis*, tractus rétroflexe, *tractus thalamo-* et *hypothalamo-pedicularis*, Millot et Anthony, 1965). De là, par l'entremise du faisceau mésencéphalo-cérébelleux, les impulsions diencéphaliques peuvent atteindre le cervelet.

c) Tractus ascendant du nerf trijumeau au cervelet (ou tractus trigémino-cérébelleux)

La présence de fibres radiculaires ascendantes ou de fibres trigéminales secondaires allant jusqu'au cervelet n'a pu encore être démontrée avec précision chez certains Poissons, Chondrichthyens en particulier (Kappers, Huber et Crosby, 1936). Pour leur part, Holmgren et van der Horst (1925) observent, chez *Neoceratodus*, le passage d'un « certain nombre » de fibres sensitives du nerf V, plus fines que celles de la racine mésencéphalique, au corps cérébelleux (*tractus trigemino-cerebellaris*).

Chez *Latimeria*, nous n'avons pu remarquer la présence de telles fibres radiculaires cérébellipètes du nerf V, s'étirant à proximité de la racine mésencéphalique de ce même nerf. Il est possible que quelques fibres isolées, primaires ou secondaires, du nerf trijumeau cheminent dans le tegmentum jusqu'au corps cérébelleux. Ces fibres s'échapperaient du noyau sensible du nerf V en tant que fibres arquées internes, mêlées aux fibres octavo-spinales croisées. De là, elles pourraient gagner le *corpus* suivant un trajet proche de celui du tractus spino-cérébelleux ; toutefois, elles n'ont pu être notées avec certitude.

d) Tractus ascendant vestibulaire (ou *tractus vestibulo-* ou *octavo-cerebellaris*)

Chez *Latimeria*, le faisceau de fibres radiculaires, finement myélinisé, du nerf VIII se divise en deux branches : un tractus ascendant et un tractus descendant. Le tractus ascendant peut être suivi sur une assez longue distance, à la marge latérale du tegmentum bulbaire (fig. 7-9). Il se situe immédiatement sous la crête cérébelleuse, assez près de la surface ventriculaire, puis au bord inféro-médial du lobe antérieur de la ligne latérale (lorsque celui-ci supplante la crête cérébelleuse). Il consiste essentiellement en fibres primaires du nerf vestibulaire. L'importance de ce faisceau diminue progressivement lorsqu'on le suit vers l'avant. Il disparaît au niveau du rattachement des auricules sur l'axe encéphalique, immédiatement en arrière du passage des fibres latérales dans les lobes auriculaires (fig. 7). Les fibres vestibulaires se distribuent essentiellement sur la fin de leur parcours vers l'auricule inférieure (terminaison caudale). Certaines d'entre elles semblent pourtant se mêler au tractus latéral ascendant lors de sa courbure vers l'auricule supérieure et gagner ainsi le lobe auriculaire dorsal.

Les influx vestibulaires se répartissent donc surtout, chez *Latimeria*, aux auricules cérébelleuses, par l'intermédiaire de fibres, en grande partie, directes du nerf VIII. Ces fibres paraissent en outre distinctes, quoique contiguës, des fibres latérales ascendantes,

contrairement à ce qu'ont noté Holmgren et van der Horst (1925) chez *Neoceratodus* (chez lequel les fibres latérales et vestibulaires forment un faisceau unique).

e) Tractus latéral ascendant (ou *tractus latero-cerebellaris*, Franz, 1911 ; Burr, 1923)

Le tractus latéral ascendant constitue, chez le Cœlacanthe, un faisceau fortement développé et aisément discernable. Son trajet peut être subdivisé en trois portions : un

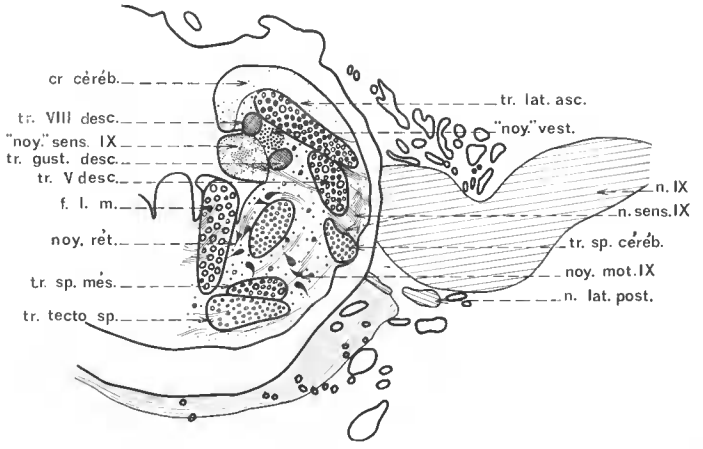


Fig. 11. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) au niveau du nerf IX (niveau T 806), × 3/10.

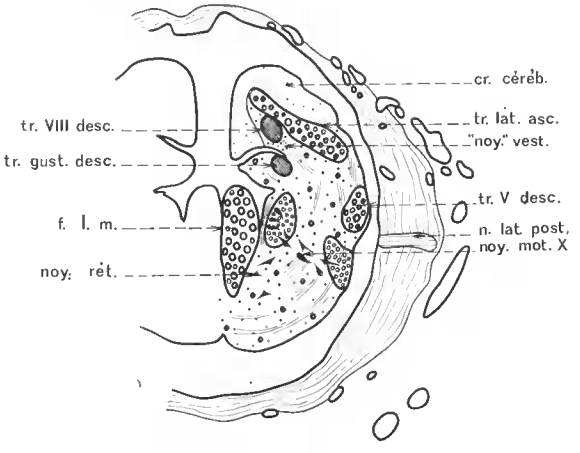


Fig. 12. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) au niveau du nerf latéral postérieur (niveau T 902), × 3/10.

tractus latéral ascendant inférieur, menant au niveau du cervelet, une courbure latérale de passage au lobe auriculaire supérieur et enfin un tractus longitudinal auriculaire supérieur (fig. 14).

Une partie des fibres du nerf latéral postérieur se recourbe oralement, dès son entrée

dans le tegmentum bulbaire, formant un faisceau longitudinal. Celui-ci court à travers la moelle allongée en position latérale, longeant le bord médial de la crête cérébelleuse (fig. 11, 12). Il se trouve renforcé, au niveau d'entrée du nerf latéral antérieur, par l'adjonction de fibres émanant de la branche dorsale de ce dernier (fig. 9). Ce faisceau puissant, ainsi constitué, ou tractus latéral ascendant, peut être aisément suivi jusqu'à l'étage cérébelleux, en face des lobes auriculaires. Au passage, il côtoie le bord ventro-médial de l'auricule inférieure à laquelle il distribue de nombreuses fibres isolées.

Au niveau des pédoncules auriculaires, le tractus latéral ascendant se recourbe dorsalement pour pénétrer à la base de l'auricule supérieure (fig. 5). Ce passage latéral à l'auricule s'établit à des niveaux transversaux successifs étalés rostro-caudalement, formant ainsi une puissante voie d'interrelation entre les deux lobes auriculaires ipsilatéraux (fig. 14).

Les fibres latérales courent alors longitudinalement à la base de l'auricule supérieure (tractus latéral auriculaire supérieur). Elles se prolongent jusqu'à la plaque cérébelleuse postérieure suivant un trajet parallèle au tractus mésencéphalo-cérébelleux mais sur le bord externe de celui-ci (fig. 6). Durant ce trajet, de nombreuses fibres s'échappent isolément et se projettent à l'intérieur du lobe auriculaire dorsal.

Les fibres les plus postérieures progressent jusqu'à l'extrémité caudale de la plaque cérébelleuse et croisent le plan sagittal médian formant ainsi une commissure latéro-cérébelleuse (*commissura vestibulo-lateralis* de Larsell). Cette décussation apparaît nettement plus limitée, plus concise que la commissure de la plaque cérébelleuse précédemment décrite (fig. 18).

Ainsi, chez *Latimeria*, le tractus latéral ascendant représente un faisceau sensitif cérébellipète majeur. La présence d'auricules cérébelleuses très développées apparaît liée à cette prépondérance des influx statiques latéraux puisque ceux-ci s'y distribuent largement.

f) Tractus vago-cérébelleux

Nous n'avons pu mettre en évidence de tractus vago-cérébelleux (ou tractus vague secondaire de Franz, 1911) chez *Latimeria* ; d'ailleurs les rapports topographiques entre le noyau vague, peu développé, et l'étage cérébelleux semblent différents chez *Latimeria* et chez *Gadus morrhua* (chez lequel Franz a observé ce faisceau).

g) Tractus spino-cérébelleux

Le *tractus spino-cerebellaris* apparaît bien individualisé dès les coupes les plus postérieures du rhombencéphale. Au niveau de l'entrée du nerf X, il entre en relation avec les fibres provenant du noyau olivaire. Vers l'avant, le tractus spino-cérébelleux court longitudinalement dans le tegmentum bulbaire en position latérale, près de la surface ventrale (fig. 9). Il est surmonté par le tractus descendant de l'ophtalmique superficiel. Puis il en est séparé, lors de leur entrée dans la moelle, par les racines des nerfs VIII et VII (fig. 9.) A des niveaux plus antérieurs, il s'accole à la face ventrale du tractus gustatif ascendant (fig. 7). A leur arrivée, les racines sensibles du nerf V s'insinuent entre ces deux tractus. Le faisceau spino-cérébelleux, se rapprochant de l'étage cérébelleux, occupe alors une position plus latérale dans l'aile bulbaire, montant insensiblement vers les tractus latéral et vestibulaire ascendants (fig. 6). Il pénètre le *corpus* par l'intermédiaire de l'auricule supérieure, à travers la partie basale de celle-ci. Les fibres forment alors un éventail très important au niveau de la couche des cellules de Purkinje, mêlées aux fibres mésencéphalo-

cérébelleuses. Elles se distribuent surtout à la région caudo-latérale du *corpus*. Les plus postérieures d'entre elles s'étalent, conjointement aux fibres tegmento-cérébelleuses similaires, dans la plaque cérébelleuse (fig. 17), entrant pour une large part dans la constitution de la commissure de la plaque cérébelleuse (laquelle peut être homologuée, semble-t-il, à la plaque commissurale du *corpus* des Sélaciens, Kappers, 1938).

Outre ces fibres spino-cérébelleuses directes, il est possible d'observer une assez large proportion de fibres croisées (fig. 6, 7). Celles-ci traversent profondément le tegmentum bulbaire, à hauteur du *corpus*. Elles s'insinuent entre les tractus spino-mésencéphalique et tecto-spinal et rejoignent les fibres spino-cérébelleuses directes pour parvenir conjointement au cervelet. La décussation intervient sous celle du tractus

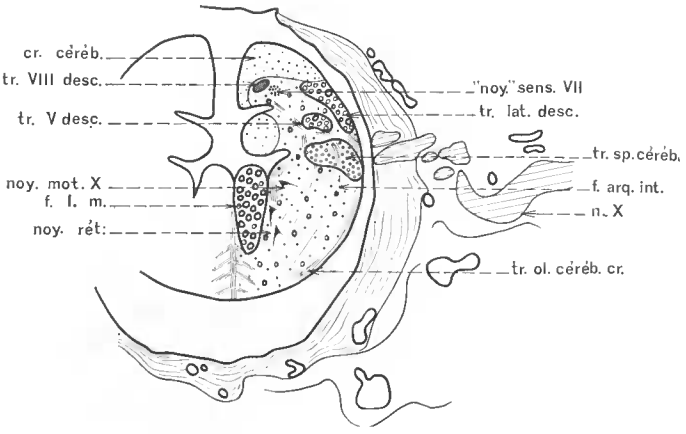


Fig. 13. — Coupe transversale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 10) au niveau du nerf X (niveau T 1095), × 3/10.

cérébello-moteur, dans la partie la plus ventrale du tegmentum, situation semblable à celle des Téléostéens (tractus spino-cérébelleux ventral, Franz, 1911, chez *Gadus morrhua*). Par contre, les fibres spino-cérébelleuses ne permettent pas d'observer de décussation intra-cérébelleuse importante telle qu'il s'en rencontre chez *Neoceratodus* (Holmgren et van der Horst, 1925), si ce n'est celle de la plaque cérébelleuse postérieure.

Le faisceau spino-cérébelleux de *Latimeria* est donc l'homologue du *tractus spino-cerebellaris dorsalis* (ou *posterior*) des Vertébrés supérieurs et présente une disposition analogue à celle décrite chez les Sélaciens (Kappers, Huber et Crosby, 1936). Son importance et son niveau de pénétration renforcent encore plus étroitement cette similitude.

h) Tractus olivo-cérébelleux

Le tractus olivo-cérébelleux apparaît très réduit chez *Latimeria* comme l'indiquait déjà le faible développement de son noyau d'origine : la courte parolive bulbaire. Les fibres, très fines, traversent immédiatement le plan sagittal médian : le croisement intervenant essentiellement contre l'olive, ventralement au faisceau longitudinal médial (fig. 13). Les fibres olivo-cérébelleuses se joignent ensuite aux fibres spino-cérébelleuses, parmi lesquelles elles se perdent, pour gagner le cervelet.

2° *Les faisceaux efférents*

Les faisceaux cérébelleux efférents ou cérébello-moteurs présentent une extension plus restreinte que les tractus afférents. Ce sont essentiellement les tractus cérébello-moteurs, antérieur et postérieur.

a) Tractus cérébello-moteurs

Chez *Latimeria*, le système cérébello-moteur forme un chevelu très dense à l'intérieur du corps cérébelleux. Parmi ces fibres constituées pratiquement par les axones des cellules de Purkinje, on peut distinguer deux contingents : un faisceau antérieur visible dans la proéminence granulaire antérieure et un faisceau postérieur, plus développé, étendu dans la proéminence grise postérieure ainsi que dans les parois latérales du *corpus* (fig. 16). Les fibres cérébello-motrices *pars anterior* ou *posterior* descendent, les unes comme les autres, latéralement, au milieu de la couche granulaire suivant un trajet parallèle mais interne au tractus mésencéphalo-cérébelleux (fig. 5, 6).

Les fibres motrices antérieures contournent l'angle ventriculaire et pénètrent dans le tegmentum bulbaire, suivant une trajectoire comparable à celle de la racine mésencéphalique du nerf V (fig. 17). Ce passage s'effectue essentiellement au niveau du diverticule ventriculaire transversal. Les fibres forment alors une décussation limitée, immédiatement contre le faisceau longitudinal médial (fig. 5).

Les fibres du tractus cérébello-moteur postérieur suivent un trajet similaire pour se jeter dans le tegmentum et se croiser sous le faisceau longitudinal médial (fig. 7). Mais, plus nombreuses, elles constituent une décussation nettement plus étalée, caudalement, à hauteur de la région postérieure du *corpus*.

Les fibres cérébello-motrices se perdent dans le faisceau longitudinal médial. Par cette voie, elles gagnent probablement les noyaux moteurs oculaire commun et trochléaire pour la *pars anterior* et les noyaux moteurs des nerfs V et VII pour la *pars posterior*. Nous n'avons malheureusement pu suivre ces fibres dans cette portion de leur trajet, nous ne pouvons donc donner avec certitude leur niveau de terminaison.

b) *Brachium conjonctivum anterior*

En avant de la décussation des fibres cérébello-motrices antérieures intervient le croisement, peu étendu sagittalement, du *brachium conjonctivum anterior* (fig. 4). Les fibres de ce tractus se dirigent vers le tegmentum mésencéphalique ; elles passent sous le faisceau longitudinal médial et se perdent dans le raphé médian : elles se distribuent probablement à la substance réticulaire. Elles naissent vraisemblablement du *corpus* et correspondent aux fibres cérébello-motrices les plus rostrales. Ainsi, le *brachium conjonctivum anterior* (= *tractus cerebello-tegmentalis mesencephalicus* de Tuge, 1935) ne paraît posséder qu'une individualité restreinte. L'état indifférencié du « noyau latéral cérébelleux » chez ce Poisson (absence d'éléments spécifiques plus grands) répond en ce sens puisqu'aucune fibre cérébellifuge n'émane de ce « noyau » chez *Latimeria*, l'opposant ainsi formellement aux Dipneustes dipneumones (*Neoceratodus*) chez lesquels Holmgren et van der Horst (1925) suivent nettement un *brachium conjonctivum anterior* issu du noyau latéral cérébelleux. Cette archaïcité du noyau sous-cérébelleux qui caractérisait cytologiquement le

Cœlacanthe se répercute donc au niveau des connexions fibrillaires. En outre, il faut remarquer que le tegmentum mésencéphalique de *Latimeria* ne possède pas, semble-t-il, de noyau réticulaire [1] bien défini, noyau dans lequel doit aboutir, selon toute vraisemblance, le *brachium conjonctivum*. Ce second fait constitue peut-être, lui aussi, un facteur d'affaiblissement de ce tractus.

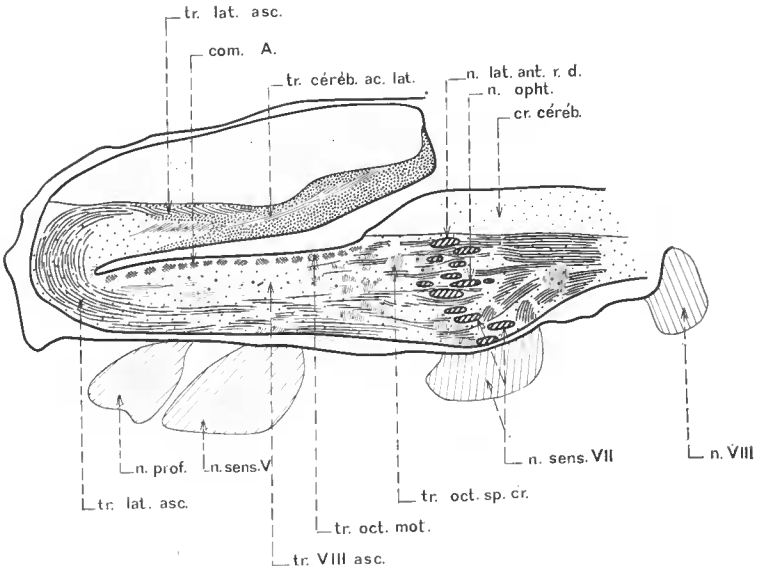


Fig. 14. — Coupe sagittale, très latérale, du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 3), passant par la région de courbure du tractus latéral ascendant (niveau S 160), × 3/10.

c) Tractus cérébello-vestibulo-latéral

Certaines fibres cérébelleuses efférentes ne gagnent pas le tegmentum bulbaire mais se dirigent essentiellement vers le feuillet auriculaire ventral (fig. 17). Ces fibres naissent parmi celles du *tractus cerebello-motorius* issues des marges latérales du *corpus*. Elles s'isolent de ce faisceau dans la région latéro-basale du *corpus* et se recourbent latéralement pour gagner la terminaison caudale du lobe auriculaire ventral. De là, certaines fibres peuvent s'échapper et courir longitudinalement, en position dorso-latérale, jusqu'à l'aire latéro-vestibulaire ; mais celles-ci n'ont pu être suivies avec certitude. Quelques fibres semblent progresser même jusqu'à l'extrémité caudale de la plaque cérébelleuse (fig. 15) suivant un trajet semblable mais externe au tractus latéral ascendant (ou latéro-cérébelleux) et paraissent traverser le plan sagittal médian, formant ainsi une commissure très réduite (fig. 17), proche de la *commissura vestibulo-lateralis*. Les fibres cérébello-vestibulo-latérales les plus postérieures émanent surtout, au contraire, des feuillets auriculaires dorsaux.

Ce tractus dont l'individualité n'est pas rigoureusement définie chez *Latimeria* semble correspondre au tractus cérébello-octavo-latéral décrit par Tuge (1935) chez les Téléos-

1. La formation réticulaire mésencéphalique pourrait être représentée par la file presque continue de neurones reliant les noyaux des nerfs III et IV (Millot et Anthony, 1965 : 22).

téens ou encore au tractus cérébello-vestibulaire des Sélaciens (Kappers, Huber et Crosby, 1936). Comme chez ces Poissons, le tractus cérébello-acoustico-latéral du Cœlacanthe peut être regardé comme une voie de conduction d'influx corrélateurs répartis entre le cervelet et les centres statiques (auricules et aires latéro-vestibulaires). De plus, il peut jouer en relation avec les fibres arquées vestibulo-spinales. Chez *Latimeria*, la portion caudale, croisée, peut constituer, en outre, une voie d'interconnexion entre les deux moitiés bilatérales du *corpus*.

3° *Les faisceaux propres au cervelet*

Après avoir étudié les faisceaux cérébelleux afférents et efférents, c'est-à-dire mettant en rapport le métencéphale avec d'autres étages encéphaliques, il nous reste à envisager les faisceaux propres au cervelet, soit d'une part les fibres intra-cérébelleuses, soit d'autre part les fibres inter-auriculaires.

Chez *Latimeria*, il existe divers types de fibres commissurales cérébelleuses, mais celles-ci sont en nombre très réduit et se mêlent généralement à des commissures plus étendues issues des tractus extra-cérébelleux.

La plaque cérébelleuse postérieure constitue, à ce point de vue, un vaste ensemble commissural (fig. 17). Dans cette région, viennent se croiser tout d'abord les fibres mésencéphalo-cérébelleuses les plus caudales auxquelles se mêlent étroitement les fibres spino-cérébelleuses. Cette décussation, fort étalée sagittalement, peut correspondre, nous l'avons remarqué, à la commissure de la lèvre inférieure des Chondrichthyens. Elle peut contenir en outre des fibres connectant les deux lobes auriculaires (portion caudale du tractus cérébello-vestibulo-latéral). En arrière de cette plaque commissurale se tient la *commissura vestibulo-lateralis*, nettement plus restreinte, issue du croisement de fibres latérales (fig. 18).

En outre, chez le Cœlacanthe, il existe des fibres distinctes joignant les deux feuillets auriculaires ipsilatéraux. Ces dernières peuvent constituer un pont intra-auriculaire se détachant nettement au sein de la couche granulaire, tout contre le sillon inter-lobaire (fig. 5).

Wallenberg (1907) a mis en évidence, par dégénérescence, une commissure inter-auriculaire chez les Sélaciens et chez les Téléostéens, commissure qu'il tient pour constante à travers toute la série des Vertébrés (= commissure inter-flocculaire des Mammifères et Oiseaux). Chez *Latimeria*, nous n'avons pu retrouver cette commissure puissante. Seules se remarquent quelques fibres transversales qui s'échappent de la terminaisons caudale du feuillet auriculaire ventral pour courir superficiellement dans le tegmentum bulbaire en direction du raphé médian (commissure inter-auriculaire ventrale par opposition aux fibres inter-auriculaires dorsales du tractus cérébello-acoustico-latéral).

B. **Les faisceaux isthmiques**

Le ganglion isthmique paraît rattaché aux structures cérébelleuses, non seulement par ses relations anatomo-topographiques avec la *pars granularis* du corps cérébelleux, mais aussi par ses connexions fibrillaires. En effet, sa situation lui confère un rôle de relais des fibres cérébelleuses afférentes d'origine mésencéphalique.

Les connexions fibrillaires du ganglion isthmique peuvent se répartir en quatre groupes : les relations avec le mésencéphale, les relations avec le cervelet, les décussations propres et, enfin, les afférences et efférences bulbo-spinales.

1° *Les relations avec le mésencéphale*

Les faisceaux observés sont essentiellement afférents au ganglion isthmique. Chez *Latimeria*, il est possible de distinguer deux tractus : un tractus tecto-isthmique et un tractus tegmento-isthmique, mais ces faisceaux ne semblent résulter que de dérivations particulières de tractus plus généraux et plus développés (tractus tecto-bulbaire et tractus mésencéphalo-cérébelleux).

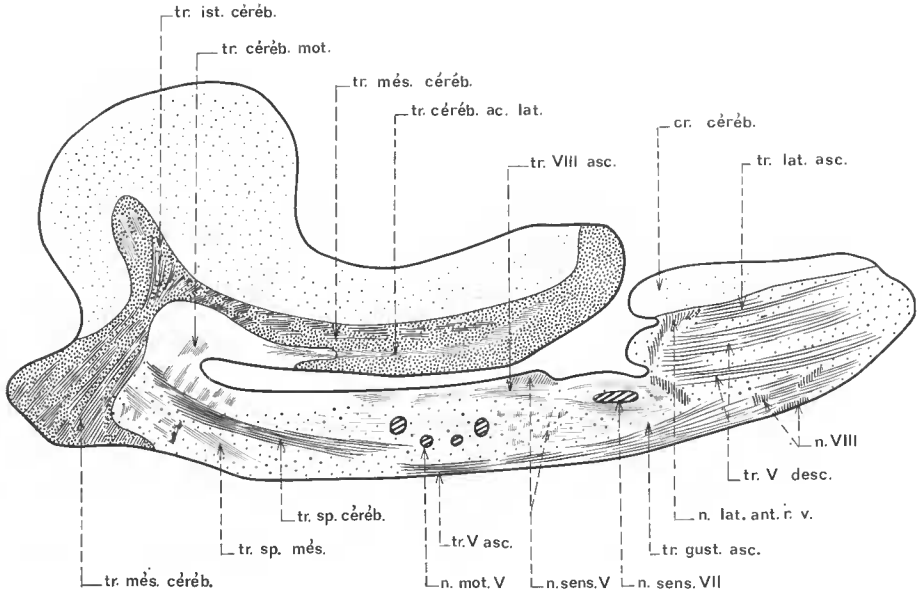


Fig. 15. — Coupe sagittale plus médiale que la précédente intéressant l'épanouissement des fibres mésencéphalo-cérébelleuses (niveau S 106), × 3/10.

a) Tractus tecto-isthmique

Sur coupes sagittales, certaines fibres du tractus tecto-bulbaire se recourbent lorsqu'elles côtoient le ganglion isthmique pour pénétrer dans la région inférieure de celui-ci. Elles constituent ainsi un tractus tecto-isthmique qui naît dans la région antérieure du *tectum opticum*, se condense dans le tegmentum mésencéphalique et dévie vers le ganglion isthmique. De la même manière se constitue un tractus isthmo-bulbaire aux dépens du tractus tecto-bulbaire ou tecto-spinal.

b) Tractus tegmento-isthmique

Quelques fibres issues du tegmentum mésencéphalique pénètrent l'extrémité ventrale du ganglion isthmique, à proximité du plan médian. Elles semblent correspondre à une

dérivation particulière du tractus mésencéphalo-cérébelleux : le tractus tegmento-isthmique.

c) Tractus isthmo-pédonculaire

En revanche, nous n'avons pu relever la présence d'un *tractus isthmo-peduncularis* tel que l'observent Holmgren et van der Horst (1925) chez *Neoceratodus*. Ces auteurs décrivent en outre un *tractus isthmo-tegmentalis* annexé au *tractus cerebello-tegmentalis* (ou *brachium conjonctivum anterior*), mais, chez *Latimeria*, ce dernier faisceau ne présente pas de rapport avec le ganglion isthmique.

2° *Les relations avec le cervelet*

Holmgren et van der Horst (1925) notent, chez *Neoceratodus*, deux tractus isthmo-cérébelleux : le *tractus isthmo-lateralis cruciatus* et *rectus* reliant la ganglion de l'isthme au noyau latéral cérébelleux, et le *tractus isthmo-cerebellaris cruciatus* et *rectus* se rendant au corps cérébelleux.

a) Tractus isthmo-cérébelleux (= *tractus isthmo-cerebellaris rectus*, Holmgren et van der Horst (1925)

De la terminaison caudo-dorsale de l'aire isthmique naît un faisceau assez dense de fibres. Celles-ci s'élèvent directement dans le corps cérébelleux, à la limite des couches granulaire et moléculaire (fig. 4). Elles forment ainsi un tractus isthmo-cérébelleux direct se ramifiant autour des cellules de Purkinje. Ce dernier remonte assez haut à l'intérieur du *corpus* et se confond insensiblement avec le tractus mésencéphalo-cérébelleux, plus étalé qui lui fait suite postérieurement. Ce tractus isthmo-cérébelleux peut donc être considéré comme une dérivation particulière du tractus tegmento-cérébelleux.

Ainsi, chez *Latimeria*, le ganglion isthmique s'interpose sur des parcours doublant certaines voies encéphaliques majeures. En effet, par l'intermédiaire des faisceaux tecto-isthmique, puis isthmo-cérébelleux, se constitue une seconde voie cérébelleuse afférente, d'origine mésencéphalique, relayant au niveau de l'isthme.

b) Tractus isthmo-latéral (= *tractus isthmo-lateralis*, Holmgren et van der Horst, 1925)

L'identification de ce faisceau est nettement plus problématique chez le Cœlacanthe. Quelques fibres paraissent s'échapper de l'extrémité supérieure du ganglion isthmique, peu avant sa fusion avec la *pars granularis* cérébelleuse, et traverser la ligne médiane pour aller au « noyau latéral cérébelleux » opposé. Mais ces fibres, très ténues et peu nombreuses, constituent plutôt un lacis se fondant dans le *velum medullare anterior*.

En aucun cas, nous ne pouvons parler de *tractus isthmo-lateralis* tel qu'Holmgren et van der Horst l'observent chez *Neoceratodus*. Ce fait est à rapprocher encore une fois de la non-différenciation du « noyau sous-cérébelleux ».

3° *La décussation propre*

La décussation isthmique contribue, pour une large part, chez *Latimeria*, à l'extension de la *commissura ansulata*. Au niveau de la terminaison caudale du *tectum opticum*, de

nombreuses fibres s'échappent de l'extrémité ventrale du ganglion isthmique pour longer la surface externe du tegmentum bulbaire, croiser la ligne médiane et rejoindre le ganglion symétrique (fig. 3). Ces fibres constituent une commissure inter-isthmique (*commissura ganglii isthmi*) puissante liant les deux ganglions. Les fibres les plus postérieures de cette commissure longent celles du *tractus tecto-bulbaris cruciatus*.

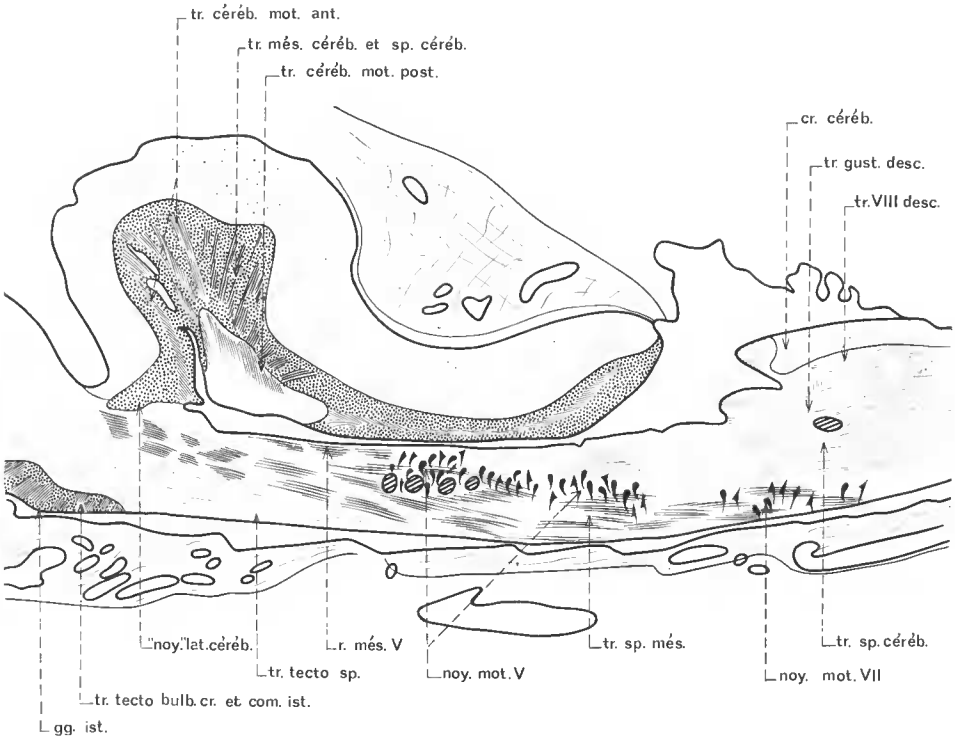


Fig. 16. — Coupe sagittale, encore plus médiale, du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* montrant le tractus cérébello-moteur (niveau S 83), × 3/10.

4° *Les afférences et efférences bulbo-spinales*

a) Tractus isthmo-bulbaire

Il se peut que les fibres de la commissure isthmique correspondent à la portion la plus rostrale du faisceau isthmo-bulbaire croisé. En effet, de nombreuses fibres, transversales, s'échappent de l'extrémité postéro-ventrale du ganglion isthmique, immédiatement en arrière de celles de la commissure inter-isthmique (fig. 3). Ces fibres courent latéralement dans le tegmentum rhombencéphalique, très près de la surface externe, et se croisent sur la ligne médiane. Elles se regroupent ensuite en un faisceau longitudinal (*tractus isthmo-bulbaris cruciatus*) qui s'incorpore au *tractus tecto-bulbaris cruciatus* pour atteindre les étages caudaux de la moelle (fig. 4).

Une partie de ees fibres reste ineroisée et eonstituc un *tractus isthmo-bulbaris rectus* qui eourt longitudinalement dans la moelle allongée, très près de la surfaee. Celui-ei s'ineline pour eôtoyer le *tractus tecto-bulbaris rectus* avee lequel il fusionne.

b) Traetus gustatif aseendant

Chez les Téléostéens possédant un système viseéro-sensible développé du nerf VII (Siluridés et Cyprinidés en partieulier), un tractus gustatif secondaire a pu être suivi jusqu'au noyau du même nom situé en arrière du ganglion isthmique et sur le bord ventro-externe du noyau latéral eérébelleux (Johnston, Hocke Hoogenboom). De même, ehez *Neoceratodus*, Holmgren et van der Horst relèvent la présenee d'un traetus gustatif antérieur qui se rend au noyau gustatif seeondaire et dont une partie eroise le plan sagittal médian, intereonneetant ees deux noyaux.

Chez *Latimeria*, le système gustatif ne semble pas montrer un tel développement (absenee de noyau gustatif secondaire). Dès l'entrée du nerf VII dans le tegmentum bulbaire, s'individualise un faisecau aseendant longitudinal de fibres gustatives seeondaires (fig. 9). Celui-ei se tient très près de la surfaee ventrieulaire, longeant le bord médial du traetus vestibulaire aseendant. Son épaisseur diminue sur les coupes plus rostrales. Il peut être suivi jusqu'au niveau du rattaehement des lobes aurieulaires sur le corps cérébelleux, légèrement en retrait des fibres vestibulaires (fig. 7). Il ne semble done pas que le traetus gustatif aseendant puisse atteindre la région du ganglion isthmique (situation déerite par Burr, 1928, ehez *Orthagoriscus mola*). Chez le Cœlaeanthe, les fibres gustatives antérieures se perdraient alors dans le tegmentum bulbaire. De même il paraît peu probable qu'elles puissent se distribuer au feuillet aurieulaire ventral. Le système gustatif révèle ainsi un net affaiblissement ehez *Latimeria*, affaiblissement plus marqué encore que eelui du système vestibulaire.

C. Les faisceaux de la moelle allongée

Pour l'examen des nombreux faiseeaux empruntant la moelle allongée nous envisagerons suecessivement :

— les tractus ascendants ou descendants des nerfs crâniens ; ceux-ci ont déjà été envisagés, en partie, lors de l'étude des connexions cérébelleuses ;

— les faisceaux traversant le tegmentum rhombencéphalique et ayant une origine ou une destination di- ou mésencéphalique ;

— enfin les trajectoires transversales : fibres arquées internes ou décussations intervenant à l'intérieur du tegmentum bulbaire.

1° *Les tractus ascendants ou descendants des nerfs crâniens*

a) Nerf trijumeau

Le nerf V naît du tegmentum méseneéphalique par trois faisceaux nettement séparés à leur sortie du névraxe : le nerf profond, s'éehappant du bulbe dès la naissanee de la plaque eérébelleuse postérieure, puis le trone sensitivo-moteur du trijumeau (fig. 8) et enfin le nerf ophtalmique superfieiel avec ses nombreuses racines auxquelles se mêlent des fibres

issues du nerf latéral antérieur et les fibres viscéro-sensibles les plus antérieures du nerf facial (fig. 9).

La racine mésencéphalique du nerf V naît d'une file médiane de volumineuses cellules situées au-dessus du toit du troisième ventricule, dans les deux tiers postérieurs du mésencéphale. Les fibres qui s'en échappent se dirigent caudalement et courent longitudinalement, à la limite interne de la substance blanche mésencéphalique. Au niveau de la *decussatio veli*, elles se coudent à angle droit vers l'extérieur et prennent alors une direction transversale. Puis, elles se recourbent à nouveau pour contourner l'angle ventriculaire et pénétrer dans le tegmentum bulbaire (fig. 4). Elles cheminent alors longitudinalement jusqu'au

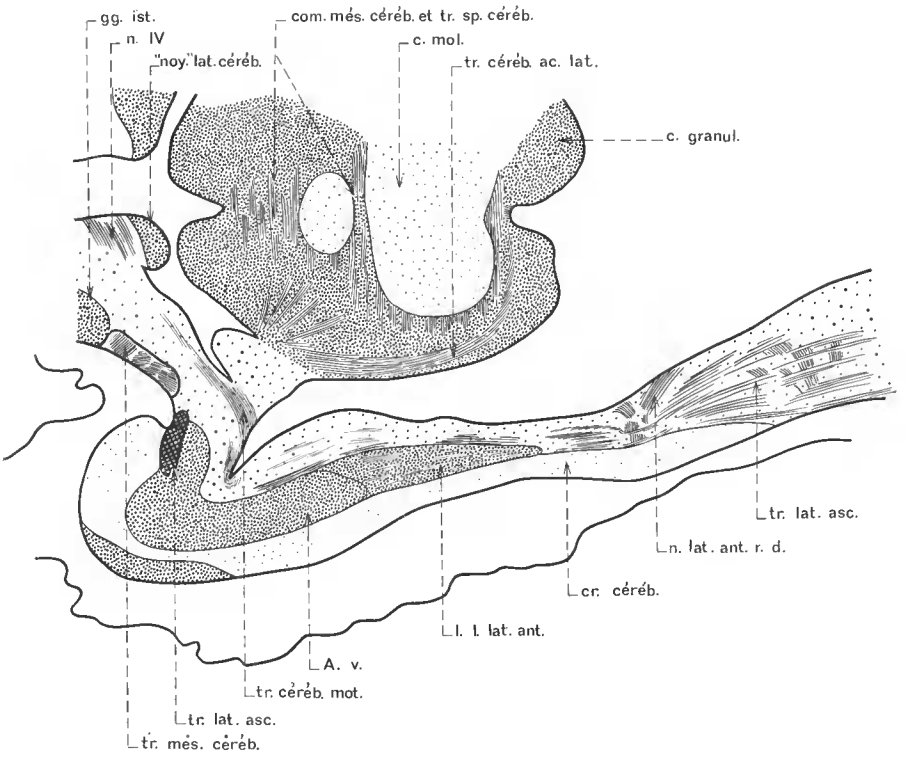


Fig. 17. — Coupe horizontale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 12) intéressant la commissure de la plaque cérébelleuse postérieure (niveau H 306), × 3/10.

niveau de l'émergence du tronc du trijumeau. Le faisceau aplati ainsi formé occupe toujours une position très superficielle, près de la paroi ventriculaire, sur le côté interne du sillon de His (fig. 5, 6). Au niveau de la sortie du tronc du V, il se recourbe ventralement pour participer à l'émission de fibres.

Le nerf profond pénètre séparément dans le tegmentum et un peu plus latéralement que le tronc du trijumeau. Les deux racines, motrice et sensitive, du trijumeau sont distinctes dans l'épaisseur du rhombencéphale mais s'intriquent lors de leur sortie. Les cellules d'origine du nerf V moteur sont de grands neurones s'étendant très près de la paroi

ventriculaire. Elles forment un ruban allongé dans lequel aucune subdivision ne semble visible, à l'encontre des Téléostéens (fig. 16). Le nerf ophtalmique superficiel pénètre dans le rhombencéphale par de nombreuses racines, côtoyées, du côté dorsal, par le nerf latéral antérieur et, du côté ventral, par le nerf VII (fig. 9).

Des racines ophtalmiques se détache un volumineux faisceau longitudinal descendant (tractus descendant du nerf V ophtalmique) qui court dans le tegmentum bulbaire parallèlement au tractus latéral postérieur ascendant et sur le bord médial de celui-ci (fig. 10). Plus loin, il en est séparé par la racine du nerf latéral postérieur. Ce faisceau s'amincit vers l'arrière et perd son individualité peu après l'arrivée des nombreuses racines du nerf X. Les fibres ascendantes de l'ophtalmique superficiel se mêlent au tractus latéral ascendant (fig. 9, 10).

b) Nerf moteur oculaire externe

Le nerf VI quitte le rhombencéphale par de nombreuses racines assez fines tirant origine d'un long noyau cellulaire diffus, discontinu, regroupant de grands neurones épars et s'étirant longitudinalement au fond du sillon limitant les colonnes viscéro- et somatomotrices, le plus souvent assez près de la surface ventriculaire.

c) Nerf facial

La racine sensible du facial pénètre dans le tegmentum au-dessous du nerf latéral antérieur *pars ventralis* et des racines de l'ophtalmique superficiel et immédiatement en avant de l'émergence du nerf VIII. Ses fibres, nettement plus fines, se distinguent aisément des autres racines (fig. 9). Dès leur entrée, les filets radiculaires du facial traversent toute la moelle allongée pour se jeter dans la colonne viscéro-sensible. Près de la paroi ventriculaire, une partie des fibres se recourbent à angle droit pour se diriger longitudinalement vers les régions caudales du bulbe. Elles forment ainsi un faisceau solitaire prévagal nettement protubérant dans le ventricule (fig. 10). Ce faisceau s'étire postérieurement sur une courte distance jusqu'à son noyau situé peu avant celui du nerf IX. Ce noyau regroupe quelques cellules ganglionnaires situées au fond du sillon ventriculaire limitant les colonnes viscéro- et somato-sensibles. Il borde la face ventrale du noyau vestibulaire, dans la moitié postérieure de celui-ci. Les fibres du nerf facial (ou une partie de celles-ci) ne semblent pas devoir se constituer en un faisceau préfacial solitaire tel que Herrick (1925) l'a décrit chez *Amblystoma*.

Une partie des fibres radiculaires du nerf VII semble se dichotomiser dans le tegmentum avant d'atteindre la surface ventriculaire. Ainsi, s'échappe, vers l'arrière, une racine descendante du facial (tractus gustatif descendant), reconnaissable à ses fibres plus fines et courant longitudinalement dans la moelle allongée (fig. 10-12). Elle est située au fond du sillon séparant les colonnes viscéro- et somato-sensibles et côtoie le bord ventral du tractus descendant du nerf VIII ainsi que le bord dorso-médial de la racine descendante (ophtalmique) du nerf V. Ce tractus descendant du nerf VII se termine au niveau des premières racines du nerf X dans un modeste noyau granulaire ovoïde décrit précédemment comme un centre primaire du goût (fig. 13).

Vers l'avant est émis un tractus gustatif ascendant qui court longitudinalement sur le bord médial du tractus ascendant du nerf VIII (fig. 8). Il semble se distribuer au tegmentum bulbaire, sans noyau précis de terminaison (voir relations du ganglion isthmique).

d) Nerf vestibulaire

Le nerf VIII pénètre dans le tegmentum bulbaire au niveau de la volumineuse saillie déterminée par l'aire latéro-vestibulaire. L'origine apparente du nerf se place immédiatement après celle du facial, en arrière et au-dessus des fibres VII les plus postérieures. Les fibres du nerf vestibulaire, très nombreuses, se distinguent difficilement des racines les plus caudales du nerf latéral antérieur *pars ventralis*. Elles se rendent directement au noyau vestibulaire situé près de la paroi ventriculaire, sur le bord latéro-externe du sillon limitant

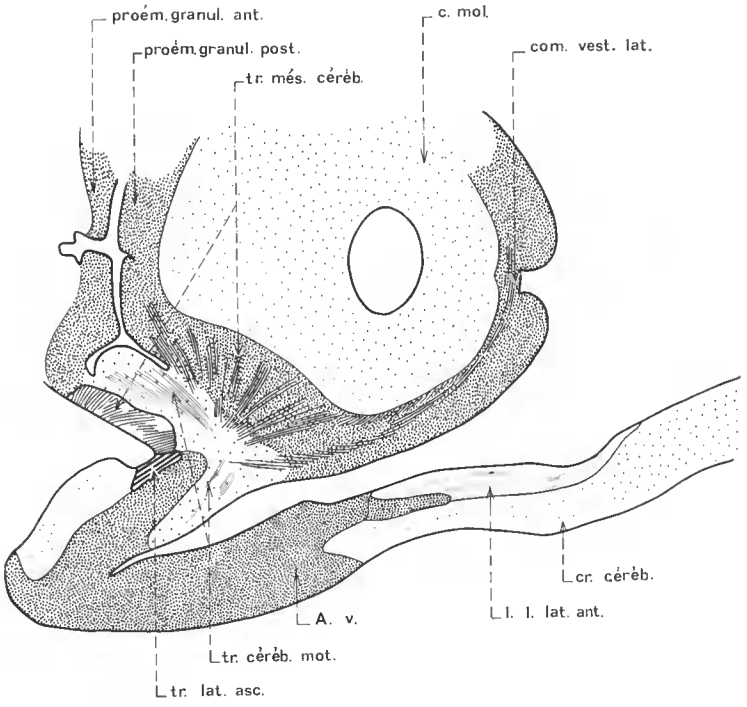


Fig. 18. — Coupe horizontale du rhombencéphale de *Latimeria chalumnae* (Cœlacanthe 12), plus dorsale que la précédente, montrant la commissure vestibulo-latérale (niveau H 344), × 3/10.

les colonnes somato- et viscéro-sensibles (fig. 10, 11). Une partie des fibres vestibulaires se ramifie à l'intérieur du noyau, constituant ainsi deux racines longitudinales qui courent parallèlement au tractus latéral (ascendant ou descendant) et dorso-médialement à ce dernier.

Le tractus ascendant du nerf VIII peut être suivi, assez près de la surface ventriculaire (fig. 7), jusqu'au niveau de la terminaison caudale du feuillet auriculaire ventral dans lequel la majorité des fibres se perd (tractus vestibulo-cérébelleux).

Le tractus descendant du nerf VIII s'étire longitudinalement, sur le bord externe du sillon somato-viscéro-sensible et dorsalement au faisceau descendant du nerf VII (fig. 11

- 13). Plus en arrière, il se place immédiatement sous la crête cérébelleuse, prenant un aspect plus net et recevant quelques fibres latérales postérieures. De nombreuses fibres secondaires s'échappent transversalement, comme fibres arquées externes ou internes, du tegmentum bulbaire, au niveau ou peu après l'entrée des racines du nerf X.

e) Nerfs latéraux

Le nerf latéral antérieur présente, comme il est habituel, deux branches : le nerf latéral antérieur *pars dorsalis* qui est annexé à l'ophtalmique superficiel, et le nerf latéral antérieur *pars ventralis* qui se rend au facial. Les deux racines pénètrent le tegmentum rhombencéphalique au même niveau que le nerf VII. La branche dorsale entre dans la moelle immédiatement sous la *crista cerebellaris*, longe le bord médial de celle-ci pour se jeter dans la terminaison caudale du *lobus linea lateralis anterior* (fig. 9). La racine ventrale est séparée de la *pars dorsalis* par les fibres de l'ophtalmique superficiel ; elle pénètre, par conséquent, à un niveau plus ventral de la moelle allongée.

Le nerf latéral postérieur ne présente pas de racines séparées et pénètre dans le tegmentum bulbaire au-dessus et immédiatement en arrière du nerf IX sensoriel (fig. 12). Il possède une structure simple : ses racines se dichotomisent en deux branches, frontale et caudale, qui courent longitudinalement dans la moelle allongée, sur le bord ventro-médial de la *crista cerebellaris*.

Le tractus latéral postérieur ascendant remonte assez loin rostralement sous la crête cérébelleuse (fig. 12). Il reçoit, au niveau de l'entrée du nerf latéral antérieur, de nombreuses fibres constituant le faisceau ascendant du nerf latéral antérieur *pars ventralis* (fig. 9). Puis, les deux faisceaux indivis montent longitudinalement vers les auricules cérébelleuses. Le tractus latéral ascendant émet des prolongements vers le *lobus linea lateralis anterior*, surtout dans la partie rostrale de celui-ci, puis vers le feuillet auriculaire ventral. Lors du rattachement des deux lobes auriculaires, le faisceau se recourbe en une bande longitudinale à la base du feuillet auriculaire dorsal (fig. 14). Le tractus latéral auriculaire supérieur se dirige caudalement le long du bourrelet avant de disparaître (voir tractus latéral ascendant cérébelleux).

De même, les nerfs latéraux émettent un tractus descendant qui court dans la moelle allongée, mais sur un trajet généralement plus réduit. Au niveau de l'entrée du nerf X, le faisceau latéral descendant perd son individualité après un parcours longitudinal sous le bord ventro-médial de la *crista cerebellaris* (fig. 13). Il forme alors un faisceau commun avec les fibres du nerf VIII.

f) Nerf glossopharyngien

Le nerf IX pénètre dans le rhombencéphale immédiatement en arrière du nerf latéral postérieur. Les fibres motrices s'échappent de la terminaison antérieure d'un long amas cellulaire situé dans la colonne viscéro-motrice et donnant surtout naissance au nerf X moteur. Au même niveau, les racines sensibles traversent obliquement le tegmentum pour se rendre au petit noyau sensible du IX, sis à la terminaison caudale du *fasciculus solitarius*. La plupart de celles-ci côtoient le bord dorsal du tractus descendant du nerf V, mais quelques-unes le contournent par sa face ventrale.

g) Nerf vague

Les noyaux, moteur et sensible, du nerf X font suite, sans interruption, aux noyaux similaires du nerf IX et émettent de nombreuses racines (16-24).

2° *Les faisceaux empruntant le tegmentum bulbaire à destination ou d'origine mésencéphalique ou diencéphalique*

Nous distinguerons essentiellement : le tractus spino-mésencéphalique d'Édinger, doublé peut-être d'un tractus spino-thalamique, le tractus tecto-bulbaire ou tecto-spinal, doublé d'un tractus isthmo-bulbaire ou isthmo-spinal, le lemniscus acoustico-latéral et, enfin, le faisceau longitudinal médial.

a) Tractus spino-mésencéphalique

Le *tractus spino-mesencephalicus* s'élève à travers tout le tegmentum rhombencéphalique jusqu'au *tectum opticum* dans lequel ses fibres s'épanouissent. Faisceau puissant, il occupe une position assez ventrale et para-médiane sur les coupes les plus postérieures du bulbe et surmonte le tractus tecto-spinal (fig. 11). Il tend à devenir plus latéral à l'aplomb du corps cérébelleux pour monter franchement latéralement à la terminaison rostrale de ce dernier (fig. 4). Finalement, les fibres spino-mésencéphaliques s'étalent en éventail sur les marges du toit optique.

b) Tractus spino-thalamique

Il existe vraisemblablement, chez *Latimeria*, une voie spino-thalamique directe (Millot et Anthony, 1955 : 16). Millot et Anthony ont pu observer l'épanouissement de ce faisceau dans la région diencéphalique. En effet, sur des coupes transversales antérieures au cervelet, quelques fibres spino-thalamiques semblent se regrouper immédiatement au-dessous du faisceau longitudinal médial. A des niveaux plus postérieurs, ce tractus spino-thalamique s'incorpore totalement au tractus spino-mésencéphalique.

c) Tractus tecto-bulbaire et tecto-spinal

De la région caudo-latérale des lobes optiques, naissent des fibres essentiellement transversales qui s'échappent latéralement du tectum pour se grouper en un faisceau important, lequel descend à travers tout le tegmentum bulbaire. La plupart des fibres sont croisées, la décussation intervenant en même temps que celle de la commissure inter-isthmique, légèrement en arrière de celle-ci (fig. 4). Après croisement, les fibres se regroupent en un faisceau qui tourne longitudinalement pour courir dans la moelle allongée en position ventro-médiale (*tractus tecto-bulbaris* ou *tecto-spinalis cruciatus*). Une plus faible proportion de fibres tournent longitudinalement avant le croisement constituant ainsi un *tractus tecto-bulbaris* ou *tecto-spinalis rectus* s'inscrivant très près de la surface externe tegmentale, accolé ventralement au tractus tecto-bulbaire croisé et situé toujours plus latéralement que ce dernier (fig. 4). Les motoneurones du nerf VI et leurs terminaisons axonales tendent plus ou moins à séparer les fibres tecto-bulbaires (ou spinales) croisées des fibres directes. Il apparaît malaisé d'isoler un tractus tecto-spinal d'un tractus tecto-bulbaire, aucune séparation ne paraissant intervenir distinctement.

d) Tractus isthmo-bulbaire et isthmo-spinal

Le faisceau isthmo-bulbaire et isthmo-spinal naît de l'extrémité postérieure de l'aire isthmique (fig. 3) pour s'allonger ventralement près du tractus tecto-bulbaire avec lequel il ne tarde pas à se confondre (voir relations du ganglion isthmique).

e) Faisceau longitudinal latéral (ou *tractus octavo-lateralis* ou encore *lemniscus acoustico-lateralis*)

Du bord interne du lobe antérieur de l'aire latérale (*lobus linea lateralis anterior*) s'échappent de nombreuses fibres transversales qui s'étendent immédiatement sous le plancher ventriculaire et se rendent au faisceau longitudinal médial (tractus octavo-moteur). Vers la terminaison rostrale du lobe latéral antérieur, celles-ci n'atteignent pas le faisceau longitudinal médial, mais se regroupent en un tractus longitudinal latéral qui se dirige vers les étages antérieurs (fig. 7). Dès la constitution de ce faisceau, de nombreuses fibres croisent le plan sagittal en contournant ventralement le faisceau longitudinal médial (fig. 7). Le faisceau longitudinal latéral se dirige jusqu'au tegmentum mésencéphalique, bordé ventralement par le tractus spino-mésencéphalique. Vers sa terminaison rostrale, il monte dorso-latéralement dans l'aile tegmentale (fig. 4) pour se distribuer finalement à la région sous-tectale.

f) Faisceau longitudinal médial

En dehors des faisceaux tecto-spinaux, la plupart des fibres motrices descendantes empruntent le faisceau longitudinal médial. Celui-ci constitue l'une des voies majeures du tegmentum bulbaire. Il semble provenir, en partie, de grands motoneurones situés dans la partie antérieure du tegmentum mésencéphalique. Les fibres longitudinales se regroupent sous le plancher ventriculaire, à proximité immédiate du plan sagittal médian. Le faisceau s'accroît au cours de son trajet d'un certain nombre de contributions, notamment d'un apport cérébello-moteur au niveau de la terminaison caudale du corps cérébelleux (fig. 6, 7), puis d'un apport octavo-moteur à l'aplomb de la plaque cérébelleuse (fig. 8), et enfin de divers apports réticulaires provenant des cellules disséminées tout au long du tegmentum bulbaire. Sur les coupes transversales les plus postérieures, le faisceau longitudinal médial, très puissant, occasionne une volumineuse saillie au plancher du quatrième ventricule (fig. 12).

3° *Les trajectoires transversales*

Nous distinguerons successivement : les fibres arquées, puis les décussations à travers le plan sagittal.

a) Fibres arquées internes ou externes

De l'angle inféro-interne du lobe antérieur de l'aire latérale s'échappent de nombreuses fibres transversales qui descendent, immédiatement sous le plancher ventriculaire, en direction du faisceau longitudinal médial qu'elles pénètrent (fig. 7, 8). Ces fibres forment un *tractus octavo-motorius* réparti sur une assez grande longueur encéphalique. Elles se distri-

buent aux régions postérieures de la moelle allongée par l'intermédiaire du faisceau longitudinal médial.

Une seconde trajectoire transversale importante apparaît liée à ce même lobe antérieur de l'aire latérale. Elle consiste en fibres arquées internes, nombreuses, qui s'échappent de l'extrémité caudale du *lobus linea lateralis anterior* ainsi que du *lobus linea lateralis posterior*. Ces fibres traversent le tractus vestibulaire ascendant puis s'épanouissent au sein du tegmentum bulbaire, plus profondément que le tractus octavo-moteur (fig. 8). Elles forment un *tractus octavo-spinalis*, analogue à celui rencontré chez les Sélaciens (Kappers, Huber et Crosby, 1936). Certaines fibres franchissent ventralement le plan sagittal médian (*tractus octavo-spinalis cruciatus*).

Au niveau d'entrée du nerf X se remarquent quelques fibres arquées internes (fig. 12, 13). Celles-ci pourraient correspondre à des fibres gustatives secondaires (Burr, 1928 : *Orthagoriscus mola*) : elles prennent origine dans le noyau ovoïde marquant la terminaison du tractus gustatif descendant et courent au sein du tegmentum dans lequel elles se perdent. Elles sont accompagnées, ou prolongées, plus près du plan médian, par les fibres spino-cérébelleuses et olivo-cérébelleuses croisées (celles-ci occupant une position plus ventrale).

Nous n'avons pu mettre en évidence, chez le Cœlacanthe, un tractus réticulo-spinal tel que l'observe Burr (1928) chez le Poisson-Lune. Ce fait semble lié à la discrétion des formations réticulaires infiltrant le tegmentum rhombencéphalique de *Latimeria*.

En plus de ces quelques trajectoires transversales, il faut noter un certain nombre de décussations, limitées à la proximité immédiate du plan sagittal médian et entrevues déjà, pour la plupart, lors de la description des faisceaux précédents.

b) Décussations

Marquant la limite rostrale du métencéphale, l'ascension du nerf trochléaire intervient immédiatement sous la *decussatio veli*. Les fibres du nerf IV sortent de la région mésencéphalique la plus postérieure puis montent obliquement dans le tegmentum pour contourner l'angle ventriculaire latéral. Là, elles se recourbent transversalement en direction du plan sagittal médian pour parvenir sous la *decussatio veli*, sans se croiser. Le croisement de la majeure partie des fibres intervient au fond de la fissure rhombencéphalique, donc à la sortie de la *decussatio veli* (fig. 3). Immédiatement en arrière, le passage transversal du nerf IV est suivi par celui de la racine mésencéphalique du nerf V, celle-ci empruntant sensiblement la même voie.

La commissure inter-isthmique, puissante, déjà décrite (voir relations du ganglion isthmique) longe la paroi ventrale du tegmentum (fig. 3).

Au niveau du rattachement des auricules sur le névraxe se remarquent, immédiatement sous le faisceau longitudinal médial, les fibres croisées du *brachium conjonctivum anterior* (fig. 4). Elles forment un V ouvert dont les deux branches pénètrent les faisceaux longitudinaux médiaux.

La décussation du tractus cérébello-moteur prolonge, sans interruption, celle du *brachium conjonctivum* (fig. 5-8) et occupe la même position (sous le faisceau longitudinal médial). Elle surmonte le croisement, nettement plus ventral (fig. 6), des fibres spino-cérébelleuses (voir tractus cérébello-moteur postérieur et spino-cérébelleux).

La décussation précédente est relayée par celle des fibres octavo-motrices dont cer-

taines franchissent le plan sagittal médian pour se jeter dans le faisceau longitudinal médial opposé. La portion la plus postérieure de cette décussation surmonte le croisement, plus ventral (fig. 8), des fibres octavo-spinales (voir tractus octavo-moteur et octavo-spinal).

Enfin, au niveau du nerf X, nettement séparé de la longue succession de décussations précédentes plaquées contre le faisceau longitudinal médial s'observe le croisement, nettement plus ventral, des fibres olivo-cérébelleuses, croisement circonscrivant l'olive bulbaire (fig. 13).

IV. — DISCUSSION

En guise d'interprétation de cette étude, nous tenterons d'apprécier le degré de développement des diverses voies de conduction des informations sensorielles et d'évaluer l'importance fonctionnelle relative de tel ou tel sens chez le Cœlacanthe. Il faut remarquer que nous dépassons alors les bases essentiellement anatomiques pour envisager un schéma d'ordre biologique, nécessairement plus hypothétique.

Tout d'abord, nous essaierons de regrouper les diverses observations anatomo-histologiques en les classant suivant certains caractères ou variations qui paraissent propres au Cœlacanthe. Ensuite, nous verrons quels rapprochements peuvent être effectués entre ces caractéristiques anatomiques et les données écologiques en notre possession.

A. **Caractères architectoniques propres au Cœlacanthe**

Un examen morphologique externe, même rapide, permet aisément de cerner la caractéristique structurale marquante des Cœlacanthidés que l'on peut résumer, avec Millot et Anthony (1965), en ces quelques termes : « ... une harmonieuse construction ». En effet, *Latimeria* se singularise par la possession, simultanée, de deux bourrelets auriculaires nettement accusés et d'un corps cérébelleux lui-même bien développé. Ce caractère, tout en s'inscrivant dans une construction d'ensemble tout à fait classique, introduit la notion de « tendances composites » dont nous avons déjà fait état. Mais, pour notre part, nous nous intéresserons plus particulièrement aux dispositifs en relation avec l'accroissement des auricules latérales d'une part et avec le développement du corps cérébelleux d'autre part.

1° *Dispositifs liés au développement des auricules cérébelleuses*

Le développement des auricules cérébelleuses du Cœlacanthe rappelle, nous l'avons vu, les Sélaciens et, comme chez ces derniers, semble lié essentiellement à la prépondérance du système latéral.

En effet, si l'examen des noyaux des nerfs crâniens du Cœlacanthe révèle un schéma tout à fait classique, il laisse entrevoir cependant un développement important des lobes granulaires de l'aire latérale, du lobe antérieur notamment. La disposition observée chez *Latimeria* se rapproche sensiblement de celle de *Neoceratodus*, telle que la décrivent Holmgren et van der Horst (1925). De même, le développement du système latéral chez les

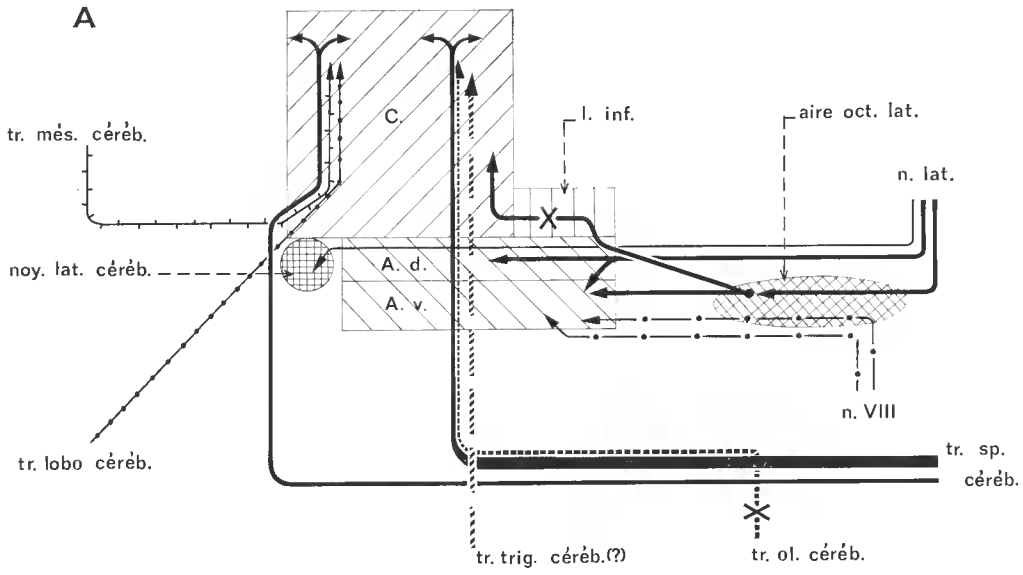
Sélaciens est révélé par l'hypertrophie de la zone dorsale de la moelle allongée en un *lobus linea lateralis* dont le noyau dorsal se prolonge jusqu'au métencéphale par l'intermédiaire de l'auricule inférieure tout comme chez *Latimeria*. Chez les Cœlacanthidés, le système latéral semble montrer, en outre, une nette extension par rapport aux autres systèmes sensoriels.

L'étude myéloarchitectonique confirme cette prédominance des influx latéraux. En effet, les tractus vestibulaire ascendant et gustatif antérieur apparaissent beaucoup plus discrets, non seulement par la finesse de leurs fibres, mais surtout par le moindre développement des faisceaux. Ce fait semble révéler une certaine faiblesse des projections acoustiques et gustatives vis-à-vis des informations statiques latérales. D'autre part, elle permet de référer le développement des lobes auriculaires à la collecte de ces influx sensibles majeurs pour l'encéphale postérieur (le tractus latéral ascendant se distribuant aux auricules cérébelleuses, supérieures notamment).

2° *Dispositifs liés au développement du corps cérébelleux*

Le développement des lobes auriculaires est indépendant de la taille de l'individu (il est uniquement fonction de la prédominance des informations vestibulo-latérales) ; la taille du *corpus* croît au contraire avec la taille corporelle tel que l'ont révélé les variations remarquables du corps cérébelleux chez les Sélaciens (Voorhoeve, 1917) ; ce fait semble lié à la réception des influx somato-sensibles généraux, véhiculés par les tractus spino-cérébelleux et olivo-cérébelleux (Voorhoeve, 1917 ; Kappers, 1921).

Chez *Latimeria*, si les auricules apparaissent dominées par les afférences statiques des nerfs latéraux, le *corpus* reçoit pour sa part deux types d'informations : l'un d'origine antérieure, l'autre d'origine postérieure. Ces influx sont transmis d'une part par le tractus mésencéphalo-cérébelleux et d'autre part par le tractus spino-cérébelleux, ces deux tractus représentant, chez le Cœlacanthe, des faisceaux cérébelleux majeurs au même titre que ceux du système latéral. Le développement du système spino-cérébelleux dorsal rapproche les Cœlacanthidés des Chondrichthyens mais la puissance du tractus tegmento-cérébelleux les place, au contraire, près des Téléostéens et Holostéens, en dépit de l'absence de valvule cérébelleuse et des noyaux qui s'y rattachent. Nous l'avons déjà remarqué, des études menées chez les Mormyridés essentiellement ont montré qu'il existait une corrélation positive entre la taille du tractus mésencéphalo-cérébelleux postérieur (= tractus tegmento-cérébelleux) et le degré de développement ou de différenciation du système latéral. Le cervelet du Cœlacanthe apparaît donc dominé, tant dans le *corpus* que dans les lobes auriculaires, par des systèmes de connexions latérales, primaires ou secondaires, et de corrélation statique. Il faut ajouter, en outre, aux influx de provenance antérieure directe, des impulsions véhiculées par l'intermédiaire du ganglion isthmique (tractus tecto- et tegmento-isthmique et tractus isthmo-cérébelleux). En effet, sa situation privilégiée fait du ganglion de l'isthme un centre relais sur la voie cérébelleuse afférente mésencéphalique. Mais, quoique l'extension topographique de ce ganglion paraisse grande chez *Latimeria*, ses connexions ne sont que des dérivations secondaires. Pour sa part, le développement du système spino-cérébelleux semble répondre à un accroissement des influx somato-sensibles généraux, accroissement qui va de pair avec celui de la taille corporelle. Chez *Latimeria*, Poisson de grande taille, il n'est donc pas étonnant d'observer un tractus spino-cérébelleux puissant.



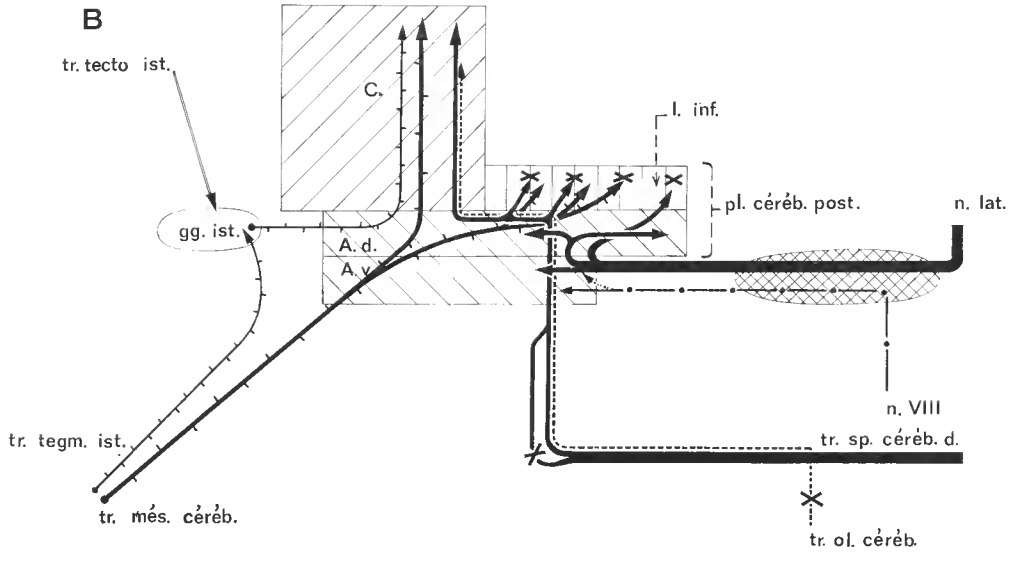
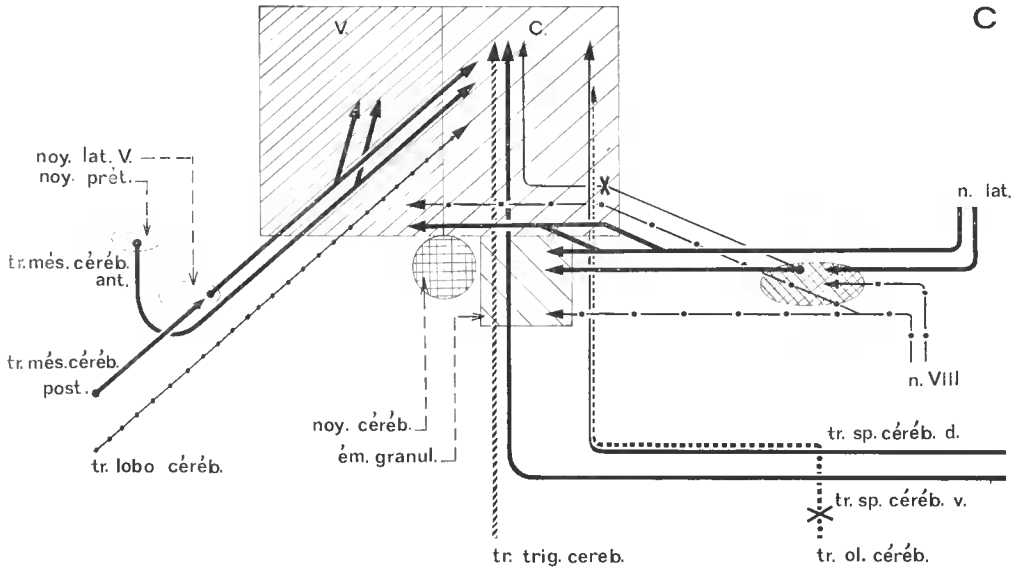
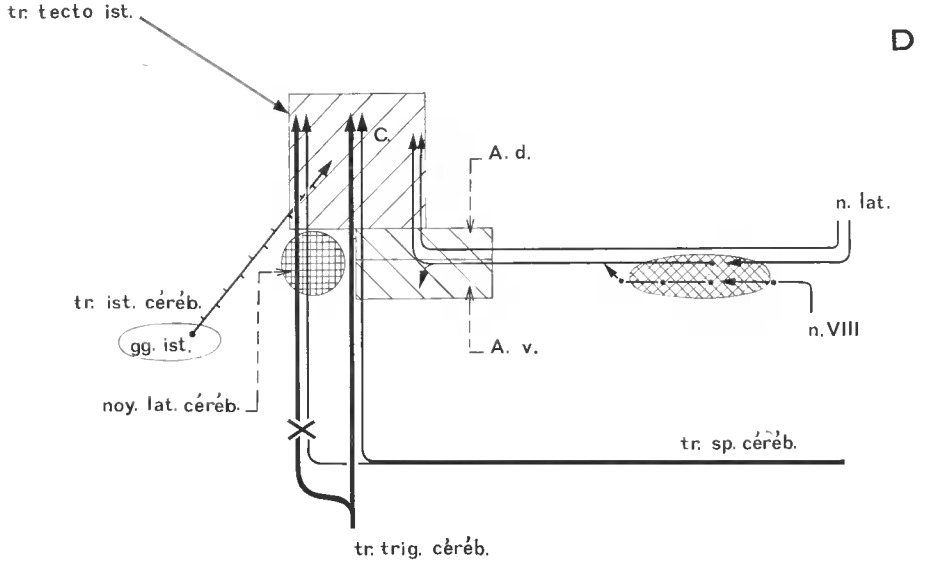


Fig. 19. — Architectonique comparée du métencéphale de différents Poissons (connexions afférentes). A : Chondrichthyens (d'après Voorhoeve, 1917 ; Kappers, 1921, 1936) ; B : Crossoptérygiens (*Latimeria*) ;





C : Téléostéens et Holostéens. (D'après Kappers, 1907, 1936 ; Franz, 1911 ; Herrick, 1924 ; Pearson, 1936) ; D : Dipneustes (*Neoceratodus*, d'après Holmgren et van der Horst, 1925).

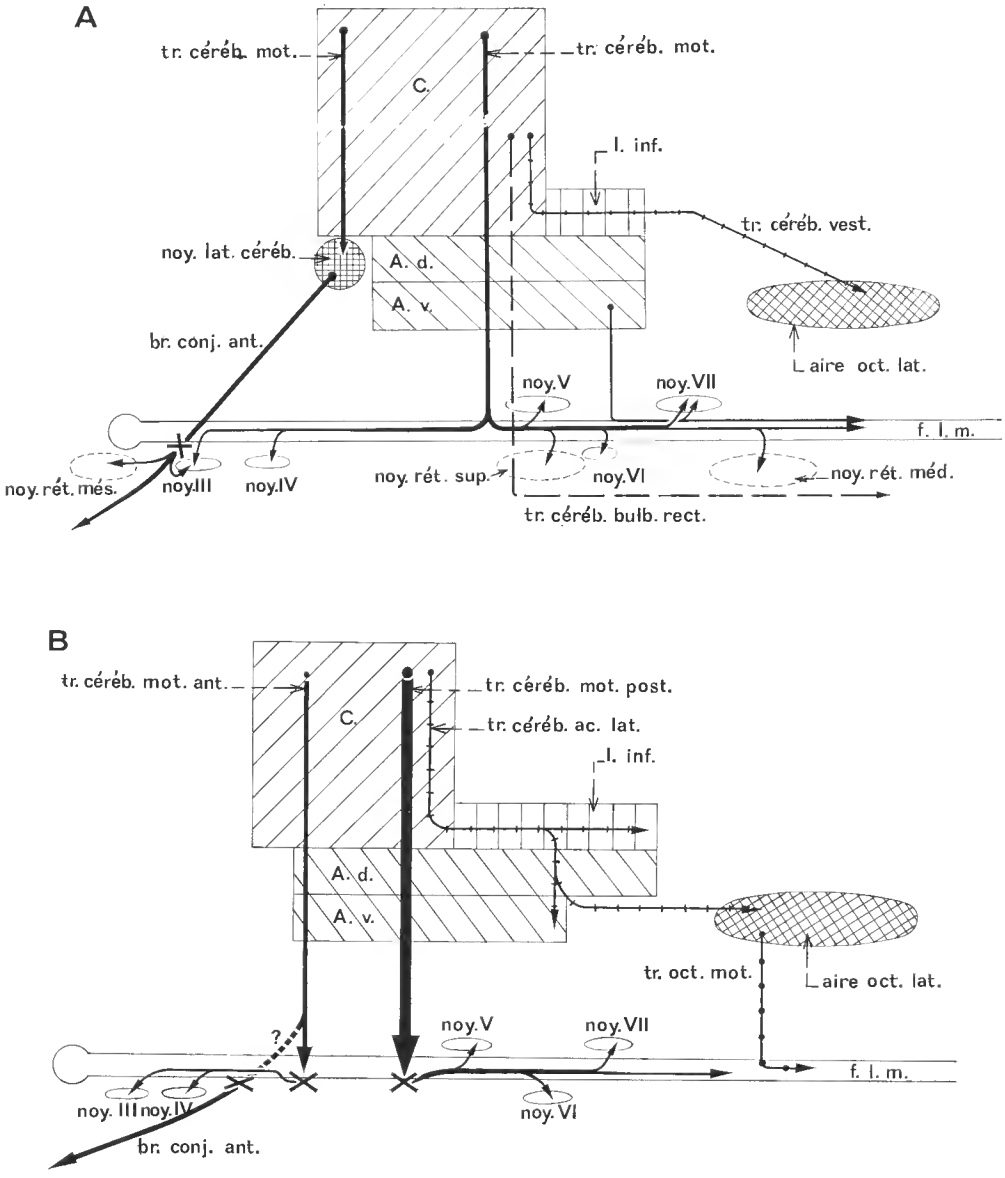
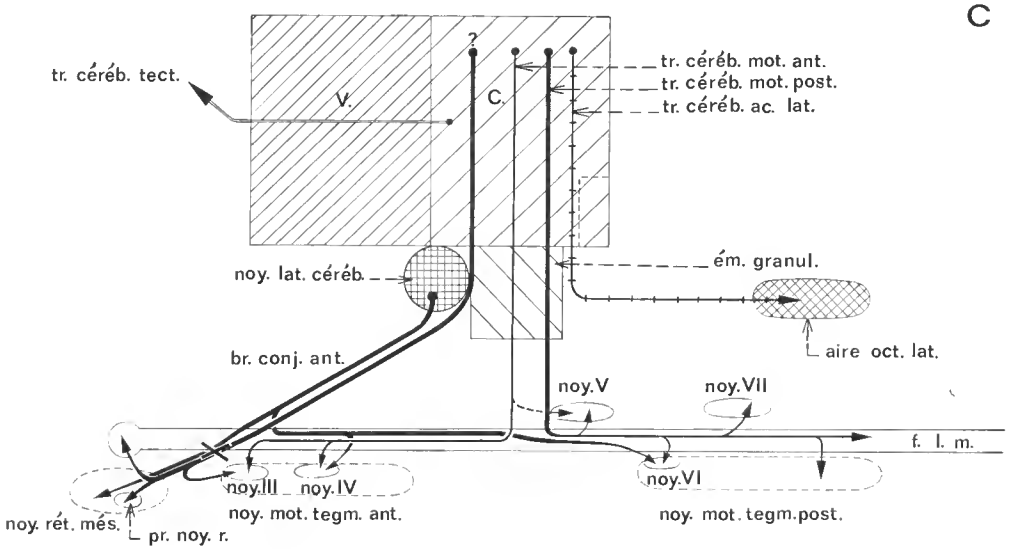
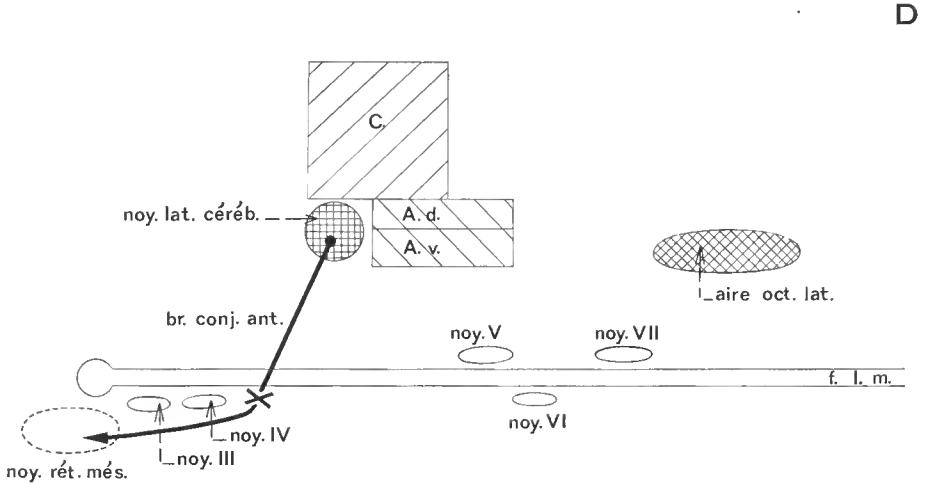


FIG. 20. — Architectonique comparée du métencéphale de différents Poissons (connexions efférentes). A : Chondrichthyens (d'après WALLENBERG, 1907 ; KAPPERS, 1926, 1936) ; B : Crossoptérygiens (*Latimeria*) ;





C : Téléostéens et Holostéens. (D'après Franz, 1911 ; Tuge, 1935 ; Kappers, 1936 ; Pearson, 1936) ;
D : Dipneustes (*Neoceratodus*, d'après Holmgren et van der Horst, 1925).

3° *Caractères liés au tegmentum rhombencéphalique*

De même qu'à l'étage cérébelleux, se remarque le net développement des tractus et noyaux liés à la prédominance du système de la ligne latérale alors que les faisceaux d'origine vestibulaire et gustative restent beaucoup plus discrets. En outre, il faut noter que les tractus ascendant et descendant du nerf V semblent essentiellement dus à la présence de l'ophtalmique superficiel, lequel renferme un apport latéral important (Millot et Anthony, 1965 : 84). La prédominance des informations latérales s'applique ainsi à un domaine sensoriel encore élargi, puisque, chez *Latimeria*, le nerf trijumeau présente cette disposition archaïque qu'est l'innervation sensible d'une partie des canaux latéraux céphaliques. Par contre, l'absence d'un tractus trigémino-cérébelleux individualisé laisse supposer un certain affaiblissement des projections somato-sensibles générales du trijumeau.

4° *Caractères liés aux « noyaux » de la région isthmique et sous-cérébelleuse*

Un fait remarquable réside dans le moindre développement, chez *Latimeria*, des noyaux sous-cérébelleux (noyau latéral cérébelleux véritable et noyau gustatif secondaire antérieur). L'affaiblissement très net des structures nucléaires gustatives concourt à la réduction du tractus ascendant du nerf VII. Chez les Cœlacanthidés, nous sommes donc loin de l'extension des informations gustatives, propre aux Cyprinidés par exemple. Nous verrons que ce fait concorde bien avec les observations faites dans le domaine périphérique.

Pour sa part, l'absence de noyau latéral cérébelleux véritablement différencié chez *Latimeria* est à rapprocher d'une faiblesse sensible des impulsions cérébello-motrices à destination mésencéphalique. Il est remarquable de constater que les afférences tegmentales sont, au contraire, particulièrement développées chez le Cœlacanthe, rappelant nettement la disposition des Téléostéens. Ce fait dénote, chez *Latimeria*, une intervention corrélatrice importante du mésencéphale dans la fonction statique alors que l'action en retour du cervelet sur les centres mésencéphaliques paraît, à l'encontre, plutôt restreinte.

Ce caractère correspond-il à une disposition archaïque dans laquelle le cervelet serait la « plaque tournante » des influx sensoriels, à l'exception des influx olfactifs et visuels alloués aux étages encéphaliques plus antérieurs, ou bien, au contraire, est-il la marque d'une spécialisation poussée (annexion des diverses informations sensorielles au profit des influx latéraux dominants) conditionnée elle-même par l'habitat ?

B. **Relations anatomo-biologiques**

Nous voyons que les données anatomo-histologiques s'accordent bien entre elles et définissent une certaine « tendance physiologique » des Cœlacanthidés. Ces faits apparaissent particulièrement instructifs si l'on compare les observations effectuées au niveau encéphalique et celles faites dans le domaine périphérique, notamment dans la répartition des fibres nerveuses périphériques et dans l'étude anatomique des divers centres récepteurs.

Nous nous intéresserons plus particulièrement aux informations sensorielles ayant trait à l'étage encéphalique postérieur, c'est-à-dire essentiellement à la gustation, l'audition et l'équilibration.

1° *Informations latérales*

L'étude architectonique du rhombencéphale fait apparaître le Cœlacanthe comme un Poisson à système latéral prédominant. Ce renforcement des voies de conduction des informations latérales et des structures cytologiques annexées (*lobus linea lateralis*) correspond fort bien aux observations anatomiques du domaine périphérique : il s'harmonise, en particulier, avec la relative abondance des corpuscules sensoriels chez *Latimeria*. Cette abondance numérique (66 neuromastes) place ce Poisson entre les Sélaciens et les Téléostéens (Millot et Anthony, 1965 : 115), la structure du neuromaste restant, quant à elle, tout à fait classique, en dépit de son volume inhabituel. Or, de nombreuses expérimentations physiologiques portant sur le fonctionnement des organes acoustico-latéraux (Hofer, 1908 ; Dijkgraaf, 1934) et notamment les études de comportement ont montré que le système latéral avait pour fonction principale le « tact à distance ». Par son intermédiaire, le Poisson peut enregistrer les variations de courant dans l'eau et reconnaître ainsi un objet plus ou moins éloigné. Ainsi le système de la ligne latérale intervient à la fois dans la locomotion du Poisson et dans la reconnaissance et la capture des proies. Le dispositif des connexions statiques joue donc un rôle essentiel dans l'activité des Poissons et son fort développement chez les Cœlacanthidés incite à faire de ces derniers des Poissons plus actifs que les premières observations écologiques ne le laissaient supposer.

En outre, il faut adjoindre aux dispositifs sensoriels latéraux cet appareil hypothétique que représente l'organe rostral. Comme l'ont remarqué Millot et Anthony (1965 : 114-115), son innervation par l'ophtalmique superficiel (à composants latéraux) peut inciter à le considérer comme « un lieu de rassemblement de formations latérales », soit une véritable « tête chercheuse » [1]. Ce fait renforce donc encore l'importance, quasi exclusive, des impulsions sensibles nées du système de la ligne latérale.

2° *Informations vestibulaires*

L'interprétation de l'appareil vestibulaire est plus malaisée. Les fonctions d'audition et d'équilibration semblent réduites chez le Cœlacanthe si l'on considère leurs voies de conduction. Elles ne marquent pas, en tout cas, un accroissement particulier. Or, comme l'ont montré Millot et Anthony (1965 : 113-114), le Cœlacanthe apparaît comme étant un Poisson non-Ostariophyse, la pièce occipito-rachidienne ne pouvant être interprétée comme voie de transmission des vibrations (tel que le ferait l'appareil de Weber des Ostariophyses). De plus, cette pièce osseuse n'est pas connectée avec une quelconque vessie gazeuse. En outre, ces auteurs mentionnent deux faits paléontologiques qui plaideraient, de surcroît, en faveur d'une régression de l'appareil acoustique chez *Latimeria*. Or, la discri-

1. Le rôle thermo-récepteur de l'organe rostral paraît être à écarter à cause de l'épaisse gelée qui emplit les canaux (Millot et Anthony : 114). De plus, d'après certaines données écologiques, le Cœlacanthe ne semble pas sensible aux variations thermiques (Millot, 1954).

mination acoustique semble meilleure, surtout pour les sons de fréquence élevée et de faible intensité, chez les Ostrariophyses que chez les non-Ostrariophyses, ce qu'ont vérifié diverses expériences physiologiques. Un moindre perfectionnement de l'audition au niveau périphérique paraît donc aller de pair avec le moindre développement des aires acoustico-statiques rhombencéphaliques. En fait, chez le Cœlacanthe, les impulsions vestibulaires, quoique véhiculées par des tractus distincts, semblent annexées par le domaine latéral et deviennent tributaires, en quelque sorte, du système de connexions statiques.

Quant à l'équilibration, elle est très difficile à juger sur de seuls critères anatomiques.

3° *Informations gustatives*

D'une manière plus nette encore, les voies encéphaliques de gustation apparaissent moins complexes et beaucoup plus discrètes chez les Cœlacanthidés que chez de nombreux autres Poissons. Ce fait coïncide bien, encore une fois, avec les observations faites par Millot et Anthony (1965). Les sondages histologiques, effectués par ces deux auteurs, sur la surface de la tête, les muqueuses buccale et pharyngienne se sont révélés négatifs dans ce domaine ; ce qui laisse ainsi supposer une faiblesse sensible des fonctions gustatives chez *Latimeria* (par défaut de récepteurs spécialisés). Par contre, ces impulsions sensorielles peuvent échoir, en compensation, au système de la ligne latérale, lequel présente, d'après diverses expérimentations, un rôle gustatif secondaire.

4° *Informations ne concernant pas directement le rhombencéphale*

Cette revue des fonctions sensorielles du Cœlacanthe ne serait pas complète si on ne lui ajoutait quelques mots sur la vision et l'olfaction, quoique ces sens n'intéressent pas directement notre domaine. Nous ne répéterons donc ici que certains faits établis par Millot et Anthony (1965).

Les particularités du globe oculaire de *Latimeria* répondent aux conditions de vie en profondeur. L'œil du Cœlacanthe révèle une acuité très faible, une vision des couleurs quasiment nulle mais une sensibilité lumineuse développée au maximum (photophobie, Millot, 1965). Tous ces faits s'accordent avec l'habitat en eaux profondes du Cœlacanthe et font de lui un Poisson « peu visuel »

Comme l'ont montré Millot et Anthony (1965 : 113), l'organisation générale de l'appareil olfactif est très semblable à celle de nombreux autres Poissons. En outre, sa connexion avec les centres supérieurs par l'intermédiaire du « nerf olfactif » apparaît banale. L'olfaction ne semble donc pas devoir revêtir de caractéristiques marquantes chez le Cœlacanthe.

5° *Synthèse*

Il apparaît difficile de rattacher les divers aspects morphologiques ou architectoniques du métencéphale à des caractéristiques soit systématiques, soit biologiques. En effet, la configuration anatomique du cervelet des Poissons subit des influences multiples, étroitement imbriquées : d'une part, l'empreinte d'une phylogénie encore en grande partie

incertaine (dans le cas des divers groupes de Téléostéens par exemple) et, d'autre part, la marque physiologique issue du développement particulier de tels ou tels organes des sens ou bien du degré d' « activité », en général, de l'individu. Cette dernière catégorie de caractères est en rapport plus ou moins étroit avec le mode de vie et de nutrition du Poisson.

Des études concrètes, basées par exemple sur la détermination du poids du cerveau (Geiger, 1956) ou de certaines structures encéphaliques plus restreintes (Necrasov, Haimovici et Cristescu, 1956) et du poids du corps, ont montré qu'il était vain de se servir d'un critère de cet ordre pour établir une répartition des Poissons osseux dans la phylogénèse. De fait, le cervelet des Cœlacanthidés apparaît très proche, par sa morphologie générale (*corpus* et auricules doubles très développés) et par ses projections fibrillaires acoustico-latérales, de celui des Chondrichthyens. D'autre part, les Cœlacanthidés se rapprochent, par d'autres catégories de relations fibrillaires (faisceaux mésencéphalo-cérébelleux), des dispositifs relevés chez divers Actinoptérygiens, Téléostéens et Holostéens en particulier, en dépit de l'absence de valvule cérébelleuse, caractère qui pourtant les sépare nettement. Par contre, une autre caractéristique cytologique marquante, semble-t-il, individualise les Cœlacanthidés parmi l'ensemble des Ostéichthyens : c'est l'absence de noyau latéral cérébelleux différencié. Or, ce groupement cellulaire constitué de neurones diffus, particuliers apparaît généralement répandu et, sous-cérébelleux chez les Anamniotes, il montre un développement progressif suivant l'échelle évolutive des Vertébrés, développement qui aboutit à la formation d'un complexe nucléaire (différenciation en plusieurs noyaux) intra-cérébelleux chez les Vertébrés supérieurs. Cette conception reflétant une migration [1] des noyaux précités repose essentiellement sur les hypothèses de Van Hoevell (1916) et Kappers (1921).

Si cette absence de noyau sous-cérébelleux véritable apparaît fondée chez le Cœlacanthe [2], elle ferait ressortir un caractère essentiellement primitif, archaïque du cervelet dans la lignée crossoptérygienne. Ce fait placerait les Cœlacanthidés à la naissance de l'arbre phylétique en dépit de l'important développement des structures cérébelleuses.

Un second « critère d'évolution » peut être fourni par l'aspect des ramifications dendritiques des cellules de Purkinje. En effet, la complexité de l'arbre dendritique va croissant avec l'échelle évolutive, à l'exception toutefois des Téléostéens qui présentent une arborisation touffue. En l'absence d'imprégnations argentiques de type golgien, nous ne pouvons décrire la morphologie dendritique de ces cellules, mais il serait intéressant d'élucider ce problème.

Après ces quelques données d'ordre phylogénétique, abordons maintenant l'aspect bio-écologique du problème. Divers aspects qualitatifs ou quantitatifs du cerveau des Poissons semblent révéler certains rapports avec les conditions écologiques et le degré d'activité des espèces. Mais ici nous nous heurtons à des difficultés dans l'appréciation de l'activité de tel ou tel sens chez un individu donné et de son rôle au niveau encéphalique. Les expérimentations physiologiques portant sur ce domaine, quoique très poussées et de

1. Rudeberg (1961), se basant sur des observations ontogénétiques, n'a pu constater une telle migration cellulaire et regarde, de ce fait, les noyaux sous-cérébelleux comme une plus grande extension des masses cellulaires cérébelleuses proprement dites.

2. Par la méthode de Bodian, au protargol, on n'enregistre pas plus de succès.

plus en plus précises actuellement, ne permettent pas une représentation fonctionnelle exacte aux niveaux encéphaliques. Sur ce point, seuls des enregistrements neuro-physiologiques permettraient véritablement d'élucider ce problème, mais ceux-ci ne sont pas possibles à l'heure actuelle sur le Cœlacanthe. L'appréciation du degré d'activité d'un Poisson n'apparaît pas très nettement non plus. D'une part, des études anatomiques précises, concrètes (Byczkowska-Smyk, 1957-1961) envisagent comme structure de référence la surface branchiale relative (rapportée au volume corporel). D'autre part, des examens physiologiques (Buddenbrock, 1939) fournissent, par le dosage de la consommation d'oxygène, une mesure directe de l'activité.

En l'absence d'études similaires chez les Cœlacanthidés, l'observation des structures architectoniques peut donner, dans certaines limites, un « aperçu » des projections sensorielles relatives au mode de vie de ces Poissons. Cette étude nous permet de qualifier le Cœlacanthe, d'une manière un peu caricaturale, de : Poisson « peu visuel, peu gustatif, peu auditif, moyennement (ou normalement) olfactif et enfin essentiellement tactile à distance », d'où la vocation capitale du système latéral [1].

Ces faits correspondent fort bien avec ce que l'on peut savoir, ou supposer, de la bioécologie des Cœlacanthidés (Millot, 1954). Ce Poisson paraît fréquenter normalement les fonds rocheux compris entre 300 et 500 mètres. Le système latéral constitue, de ce fait, un appareil sensoriel essentiel pour le repérage des proies ou obstacles au détriment des appareils auditif et visuel surtout.

Bon nombre d'observations anatomiques ou architectoniques telles : le développement du corps cérébelleux, l'importance des auricules, l'apport considérable dû aux fibres du système latéral, l'extension des faisceaux d'interrelation entre les étages cérébelleux d'une part (commissures inter-auriculaires et intra-auriculaires, tractus cérébello-octavo-latéral) et les étages encéphaliques d'autre part (tractus mésencéphalo-cérébelleux), incitent à penser, par ailleurs, que les Cœlacanthidés actuels peuvent mener une vie beaucoup plus active que ne le laissent supposer leurs conditions de capture. Ces faits s'accordent bien, semble-t-il, avec l'extension apparente de la surface branchiale de *Latimeria*. En effet, les arcs et lamelles branchiaux paraissent, de prime abord, remarquablement développés, même si cette surface est rapportée à la taille corporelle. Cette disposition fait penser à des Poissons bons nageurs ou tout au moins à des nageurs actifs [2] ; mais il resterait, en particulier, à élucider l'architecture microscopique de ces aires d'échange vasculaire et à définir les conditions dans lesquelles cet échange intervient. Des recherches selon cette optique seraient certainement instructives et permettraient de donner un bon aperçu de l'activité du Cœlacanthe.

V. — CONCLUSION

Chez les Vertébrés, les formations auriculaires apparaissent essentiellement liées au développement du système latéral et régressent en même temps que celui-ci. Chez les Cœla-

1. Ce rôle essentiel de « toucher à distance », accordé généralement au système latéral, est dû surtout à l'acceptation des travaux de Dijkgraaf (1939-1940).

2. Sa morphologie externe fait du Cœlacanthe un nageur plutôt lourd, mais ceci n'exclut pas une activité importante (pour la capture des proies par exemple).

canthidés, la présence d'auricules et leur prédominance traduisent bien l'importance acquise par les projections sensorielles d'origine latérale. Si cette prédominance ne fait pas de doute, le problème se pose de savoir si elle est l'aboutissement d'une spécialisation écologique poussée ou bien l'expression d'une position systématique particulière.

Il serait nécessaire de rassembler de nombreuses autres données pour discuter véritablement sur ce dernier point. Nous ne sommes pas à même de le faire ici mais l'étude précédente du rhombencéphale laisse cependant entrevoir quelques faits marquants tels que la présence d'une ébauche de noyau latéral cérébelleux (pas de noyau sous-cérébelleux véritablement différencié) qui constitue un caractère plutôt archaïque. Ainsi, dans ce cas précis, nous avons affaire à une disposition fondamentale ; ce qui renforcerait, de ce fait, l'apparence « composite » de l'ensemble des caractéristiques encéphaliques. Mais cette archaïcité de certaines régions n'exclut pas une profonde spécialisation de vastes aires rhombencéphaliques (développement des formations latérales par exemple).

Par ailleurs, cette importance du corps cérébelleux montre la place de choix (primitive ou acquise ?) de l'intervention métencéphalique dans l'intégration des influx somato-sensibles généraux et latéraux distribués à la portion postérieure de l'axe encéphalique.

Dans un second ordre d'idées, il s'est avéré possible d'établir un parallélisme sensible entre les caractéristiques du système nerveux central d'une part et celles du système sensoriel périphérique d'autre part. D'une manière plus lointaine, et nécessairement plus imprécise, ce rapprochement a même pu être étendu à certaines données écologiques.

BIBLIOGRAPHIE

Addison, W. H., 1923. — A comparison of the cerebellar tracts of three Teleosts. *J. Comp. Neurol.*, **36** : 1-35.

Bertin, L., 1958. — Système nerveux. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, **13** (1) Agnathes et Poissons. Paris, Masson : 854-922.

Bing, R., et R. Burckhart, 1904. — Das Centralnervensystem von *Ceratodus forsteri*. *Anat. Anz.*, **25** : 588-599.

Black, D., 1922. — The motor nuclei of the cerebral nerves in phylogeny. A study of the phenomena of neurobiotaxis. *J. Comp. Neurol.*, **34** : 233-275.

Brown, M. E., 1957. — The physiology of Fishes. New York, Acad. Press, **2**, 526 p.

Buckhardt, R., 1892. — Ueber das Zentralnervensystem der Dopnoer. *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Vers. zu Berlin*, Leipzig : 92-95.

Buddenbrock, W., 1939. — Grundriss der vergleichenden Physiologie. Berlin, **3** : 814-825.

Burr, H. S., 1928. — The central nervous system of *Orthagoriscus mola*. *J. Comp. Neurol.*, **45** : 33-128.

Byczkowska-Smyk, S., 1957. — The respiratory surface of the gills in the Flounder, *Pleuronectes platessa*, and Perch, *Perca fluviatilis*. *Zool. Pol.*, **9** (2-3) : 91-111.

— 1958. — The respiratory surface of the gills in the Eel (*Anguilla anguilla* L.), the Loach (*Misgurnus fossilis*) and the Perch-Pike (*Lucioperca lucioperca* L.). *Acta Biol. Cracoviensia, Zool.*, **1** : 83-97.

— 1959. — The respiratory surface of the gills in the Tench (*Tinca tinca* L.), the Silver Bream (*Blicca bjoerkna* L.) and the Chondrostoma (*Chondrostoma nasus* L.). *Acta Biol. Cracoviensia, Zool.*, **2** : 73-88.

— 1959. — The respiratory surface of the gills in the Pike (*Esox lucius* L.), Stone-Perch (*Acerina cernua* L.) and Burbot (*Lota lota* L.). *Acta Biol. Cracoviensia, Zool.*, **2** : 113-127.

— 1961. — Development of the respiratory surface in the gills of the Rainbow-Trout (*Salmo irideus* Gibb.). *Acta Biol. Cracoviensia, Zool.*, **4** : 89-109.

Cordier, R., 1954. — Le système nerveux central et les nerfs cérébraux spinaux. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie. Paris, Masson, **12** : 202-332.

Devillers, C., 1958. — Le système latéral. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, **13** (2) Agnathes et Poissons. Paris, Masson : 940-1032.

Dijkgraaf, S., 1949. — Lokalisationversuche am Fischgehirn. *Experientia*, **5** : 44-47.

— 1960. — Hearing in bony Fishes. *Proc. Roy. Soc. London*, sér. B, **152** : 51-54.

Dziurdzik, B., 1963. — The respiratory surface of the gills in *Pleuronectes flesus luscus* Pall. *Acta Biol. Cracoviensia, Zool.*, **6** : 135-145.

Franz, V., 1911. — Das Kleinhirn der Knochenfische. *Zool. Jahrb.*, Abt. Anat., **32** : 401-464.

— 1912. — Beitrage zur Kenntnis des Mittelhirns und Zwischenhirns der Knochenfische. *Folia Neurobiol.*, **6** : 402.

Geiger, W., 1956. — Quantitative Untersuchungen über das Gehirn der Knochenfische, mit besonder berücksichtigung seines relativen Wachstums. *Acta Anat.*, **26** : 121-163.

Gerlach, J., 1932. — Ueber das Gehirn von *Protopterus annectens*. Ein Beitrag zur Morphologie des Dipnoerhirnes. *Anat. Anz.*, **75** : 310-406.

Goldstein, K., 1905. — Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische (nebst einigen Beiträge über Mittelhirn und Kleinhirn derselben). *Arch. f. mikr. Anat.*, **66** : 135-219.

Goodrich, E. S., 1930 — Studies on the structure and development of Vertebrates. London, McMillan and Co, 837 p.

Grassé, P. P., 1958. — Les sens chimiques. *In* : P. P. Grassé, Traité de Zoologie, **13** (2) Agnathes et Poissons, Paris, Masson : 925-939.

— 1958. — L'oreille et ses annexes. *In* : P. P. Grassé : Traité de Zoologie, **13** (2) Agnathes et Poissons, Paris, Masson : 1063-1098.

Herrick, C. J., 1925. — The innervation of palatal taste buds and teeth in Amblystoma. *J. Comp. Neurol.*, **38** : 389.

Hoevell, J. J. van, 1916. — The phylogenetic development of the cerebellar nuclei. *Kon. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, Proc. sect. sci.*, **18** : 1421.

Hofer, B., 1908. — Studen über die Hautsinnesorgan der Fische. I. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. *Ber. Kgl. Bayer biol. Vers. München*, **1** : 115.

Holmgren, N., et C. J. van der Horst, 1925. — Contribution to the morphology of the brain of *Ceratodus*. *Acta Zool.*, **6** : 59-165.

Hoocke Hoogenboom, M. J., 1929. — Das Gehirn von *Polyodon folium* Lacép. *Zeit. mikr. Anat.*, **18** : 311.

Johnston, J. B., 1902. — An attemp to definite the primitive functional divisions of the central nervous system. *J. Comp. Neurol.*, **12** : 87.

Jollie, M., 1962. — Chordate Morphology. London, Reinhold Publ. Corp., Chapman and Hall : 383-419.

Kappers, A. C. U., 1906. — The structure of the teleostean and selachian brain. *J. Comp. Neurol.*, **16** : 1.

— 1929. — The evolution of the nervous system in Invertebrates, Vertebrates and Man. Bohn, Haarlem, De Erven F., 335 p.

Kappers, A. C. U., G. G. Huber et E. C. Crosby, 1936. — The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates including Man. New-York, Hafner, **1** : 1-655 ; **2** : 696-1239.

KENT, G. C., 1954. — Comparative anatomy of the Vertebrates. New York, McGraw Hill Book Comp. : 435-573.

MAYSER, P. V., 1881. — Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer berücksichtigung der Cyprinoiden. *Zeit. wiss. Zool.*, **36**, 641 p.

MILLOT, J., 1954. — Le troisième Cœlacanthe. *Le Naturaliste malgache*, suppl. 1 : 22 p.

MILLOT, J., et J. ANTHONY, 1955*a*. — Considérations physiomorphologiques sur la tête de *Latimeria* (Crossoptérygien, Cœlacanthidé). *C. R. Acad. Sci., Paris*, **241** : 114-116.

— 1955*b*. — Les canaux sensoriels de la tête chez *Latimeria* (Coelacanthidae). C. R. VIe Congrès Féd. Intern. Anatomie, Paris, Masson : 161-162.

— 1956*a*. — L'organe rostral de *Latimeria* (Crossoptérygien, Cœlacanthidé). *Ann. Sci. nat. Zool.*, sér. 2 : 381-389.

— 1956*b*. — Considérations préliminaires sur le squelette axial et le système nerveux central de *Latimeria chalumnae* Smith. *Mém. Inst. Sci. Madagascar*, sér. A, **11** : 167-187.

— 1958*a*. — *Latimeria chalumnae*, dernier des Crossoptérygiens. *In* : P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, Paris, Masson, **13** : 2553-2597.

— 1958*b*. — Anatomie de *Latimeria chalumnae*. 1. Squelette et muscles. Paris, C.N.R.S., 125 p.

— 1965. — Anatomie de *Latimeria chalumnae*. 2. Système nerveux et organes des sens. Paris, C.N.R.S., 130 p.

NECRASOV, O., E. CARAMAN-ADASCALITEI, S. HAIMOVICI et M. CRISTESCU, 1955. — Contributie la studiul variabilitatii volumului encefalului la pestii teleosteeni. *An. Sti. Univ. Iasi*, **1** (1-2) : 19-60.

NECRASOV, O., S. HAIMOVICI et M. CRISTESCU, 1956. — Contributie la studiul variabilitatii volumului maduvei la teleosteeni. *An. Sti. Univ. Iasi*, **2** (1) : 55-84.

NIEUWENHUYS, R., 1967. — Comparative anatomy of the cerebellum. *In* : Progress in brain research, **25** : 1-93.

NOWOGRODZKA, M., 1963. — The respiratory surface of the gills in *Trachurus trachurus* L. *Acta Biol. Cracoviensia, Zool.*, **6** : 148-158.

OLIVA, O., 1960. — The respiratory surface of gills of the viviparous Blenny or Eel-Pout (*Zoarces viviparus* L.). *Acta Biol. Cracoviensia, Zool.*, **3** : 72-89.

PALMGREN, A., 1921. — Embryological and morphological studies on the midbrain and cerebellum of Vertebrates. *Acta Zool.*, **2** : 1-94.

ROCHON-DUVIGNEAUD, A., 1958. — L'œil et la vision. *In* : P. P. GRASSÉ, Traité de Zoologie, **13** (2) Agnathes et Poissons. Paris, Masson : 1099-1142.

SMITH, J. L. B., 1939. — A living coelacanthid Fish from South Africa. *Trans. Roy. Soc. London*, **28** : 1-106.

TORREY, T. W., 1962. — Morphogenesis of the Vertebrates. New York, J. Wiley and Sns : 470-562.

TUGE, H., 1934*a*. — Studies on cerebellar function in the Teleosts. I. Reaction resulting from cerebellar ablation. *J. Comp. Neurol.*, **60** (1) : 201-204.

— 1934*b*. — II. Is there a cerebello-tectal path. Marchi method. *J. Comp. Neurol.*, **60** (1) : 225-236.

— 1935. — III. The mechanisms of the efferent side of the cerebellum. Marchi method. *J. Comp. Neurol.*, **61** (2) : 347-369.

WALLENBERG, A., 1907. — Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. *Anat. Anz.*, **31** : 369-399.

Manuscrit déposé le 6 janvier 1970